

К. Куль О. Куль



Динамическое моделирование роста деревьев

БОТАНИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

BOTANICAL RESEARCHES

SCRIPTA BOTANICA

V

Academy of Sciences the Estonian S. S. R.
Institute of Zoology and Botany

Kalevi Kull
Olevi Kull

DYNAMIC MODELLING OF FREE GROWTH

Tallinn "Valgus" 1989

Академия наук Эстонской ССР
Институт зоологии и ботаники

Калеви Куль
Олеви Куль

ДИНАМИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ РОСТА ДЕРЕВЬЕВ

Таллинн "Валгус" 1989

Отв. редактор А. Лайск
Художник-оформитель Х. Пузанов

SCRIPTA BOTANICA:

- I Ботанические исследования. Тарту, 1961.
- II Работы по микро- и лишенофлоре Прибалтики. Тарту, 1962.
- III Я. Эйларт. Понтический и понтосарматический элемент во флоре Эстонии. Тарту, 1963.
- IV П. Пылдмаа. Фитопатогенные микромицеты Северной Эстонии. Таллинн, 1967.

В книге дается описание оригинальной математической модели продукционного процесса древесного растения, основанной на представлениях об основных экофизиологических механизмах роста.

Рассчитана на экологов и физиологов растений, лесоводов, дендрохронологов, а также лиц, интересующихся математическим моделированием в биологии.

К 2004000000 -- I84
902(I5) -- 89 Заказное

Научное издание.

Академия наук Эстонской ССР. Институт зоологии и ботаники.
ДИНАМИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ РОСТА ДЕРЕВЬЕВ. На русском языке. Под ред. А. Лайск. Художник-оформитель Р. Рэа. Редактор М. Рохтметс. Художественный редактор Х. Пузанов. Подписано в печать 03.05.

89 . МВ- 04435 . Формат 60х84/16. Типогр. бум. № 1. Гарнитура шрифта машинописная. Офсетная печать (ротaпpинт). Усл. пeч. л. 13,49. Усл. кp.-oтт. 15,12. Уч.-изд. л. 10,55. Тираж 600 экз. Заказ №193. Цена 2р. 20коп. Заказное. Издательство "Вaлдyс". 200090, Таллинн, Пярнуское шоссе, 10. Ротaпpинт АН ЭССР, 200001, Таллинн, бyльвap Эстония, 7.

© Академия наук Эстонской
ССР, 1989

ВВЕДЕНИЕ

Зеленый (т.е. экологический) образ жизни и равновесное существование человека с зеленой растительностью обеспечивается пониманием жизни, в частности жизни растений. Поэтому естественно развивать наши знания в недостаточно разработанных разделах биологии, одной из которых является экофизиология и динамика роста целого живого растения.

В связи с проблемами экологически чистого энергетического сырья, а также глобальными проблемами охраны биосферы лес и деревья имеют центральное значение.

В такой ситуации одной важной работой перед учеными является развитие методов решения количественных экологических задач, развитие методов экологических вычислений. Существует острая потребность за математические модели, которые достаточно адекватно отражали бы разные аспекты фитопродукционного процесса и которых можно было в дальнейшем включить в систему моделей для задач управления лесным хозяйством. Почва для них подготовлена: в результате работы многих поколений лесоводов собраны большие массивы количественных данных о росте древостоев, сделаны эмпирические обобщения на основе этого материала (Антанайтис и др., 1986; Загресв, 1978), развивается вычислительная база управления лесного хозяйства (Вычислительные..., 1983; Проблемы..., 1986). Быстро развивается изучение экофизиологии леса.

В лесных сообществах эдификаторы очень сильны, поэтому повышение точности моделей лесных экосистем возможно в первую очередь через более точное описание закономерностей роста деревьев. Здесь и возникает важная задача, учитывать физиологические процессы дерева в экологическом моделировании.

Основная задача, решение которой является целью данной работы – это составление модели (алгоритма), которая позволила бы изучить и понимать поведение и реакции на изменение среды орга-

низма дерева, с помощью соединения основных характеристик и переменных, описывающих дерево, в одну целостную систему. Такая модель могла бы предсказать изменения роста дерева в зависимости от изменения освещенности, температуры, влажности воздуха и почвы, концентрации осваиваемого минерального азота в почве – на основе современных знаний о физиологических процессах в древесном организме. Конечно, представляемая в данной книге модель далека от совершенства, однако в некоторых отдельных пунктах она развивает наши представления и знания о функционировании древесного организма в экосистеме.

Составление адекватной динамической модели роста организма требует от ее составителя хороших знаний о структуре и функционировании почти всех основных систем и процессов организма, и к тому же, отличного представления о функционировании целостного объекта. Этим и оправдывается весьма объёмистый список используемой литературы в данной книге. В определенной мере главы 1...3 могут быть использованы и как путеводители к наиболее важным литературным источникам в рассматриваемой области. При этом главное внимание обращено на данные, касающиеся хвойных деревьев. Кроме рассмотрения существующих результатов в области динамического моделирования роста деревьев, представим также обзор т.н. биологических уравнений роста (т.е. простейших содержательно интерпретируемых моделей органического роста), которые являются предшественниками больших моделей и в которых содержится ряд идей, пока не полностью использованных в построении более сложных моделей.

Обычно разные аспекты и процессы, составляющие продукционный процесс целого дерева, рассматриваются разными авторами и в разных работах. В данной книге делается попытка сосредоточить результаты разработок отдельных блоков за единые обложки, в целях получения лучшей картины о целостности и взаимосвязанности разных компонентов продукционного процесса. Некоторые из рассматриваемых аспектов на самом деле изучены гораздо более детально, чем это отражается в данной книге, однако здесь мы исходили из нужд модели, т.к. степень детализации разных блоков должна быть уравновешанной.

Современная количественная математическая модель биологической системы требует знания численных значений очень большого

количества параметров. Измерение всех их не по силу ни одному исследователю. Остается единственная возможность — использовать во многих случаях литературные данные. К сожалению пока мало занимались составлением собраний (каталогов) измеренных числовых значений видовых параметров роста и развития биологических организмов, поэтому наша работа потребовала просмотра большого количества литературы. Однако даже в лучшем случае всех необходимых данных для построения новой модели из литературы найти не удастся, поэтому понятно, что появление хороших новых моделей связано почти всегда с работой целой исследовательской группы, проводящей экспериментальные стационарные работы. Наш труд опирается на работы, проведенные на стационаре ельника Вооремаа, в Эстонии. Мы очень благодарны всему коллективу Вооремааской биостанции за поддержку, разные советы и дискуссии, делающие возможным представляемые результаты. Немаловажное значение имеют также опыт и результаты всей эстонской школы математического моделирования продукционного процесса растений, у которой мы учились и которой принадлежит наш скромный труд.

Работа над созданием системных моделей является особенно плодотворным в случае совместного труда теоретика и экспериментатора. Авторы книги благодарны обстоятельствам за реализацию такого счастья.

В книге детально описывается оригинальная модель роста вечнозеленого дерева, идентифицируемая на основе данных о ели. Она описывает рост дерева в многолетнем масштабе. Наиболее важные новые результаты, как нам кажется, касаются описания распределения ассимилятов и торможения роста в онтогенезе дерева, а также некоторых аспектов учета дыхания в продукционном процессе. Чтобы облегчить труд тех, кто также возьмется за построение модели роста растения, приводятся в описаниях блоков модели не только обоснование применяемого представления и функциональных связей, а также ссылки на работы с возможными альтернативными подходами и представлениями.

Составление данной монографии было связано отсутствием в мировой литературе сводки о динамическом моделировании роста деревьев. Потребность за такую работу существует, так как она могла бы сделать более доступными и легче находимыми существующие результаты и имеющийся опыт, а также показать наиболее

перспективные пути будущих исследований, и тем самым содействовать дальнейшему развитию данного раздела науки.

Данная книга может быть также использована в качестве введения в проблематику математического моделирования продукционного процесса (МПП) древесных растений.

Авторы хорошо понимают, что их работа во многом весьма поверхностна и несовершенна. Обобщение всего огромного количества данных, имеющегося в физиологии и экологии деревьев, требует гораздо большей кропотливости и времени, чем это было доступно нам. Надеемся всё-таки, что данная работа даже в таком виде может помочь тем, которые могут счастливиться обладанием этих ценнейших условий и качеств, продолжая нашу работу.

Авторы благодарны Т. Фрею, А. Лайску, А. Коппелю, Л. Кайбияйнену, А. Нильсону и другим, замечания и советы которых помогли улучшить эту работу. Мы также очень благодарны нашим помощникам при оформлении и редактировании текста и рисунков в разных стадиях работы – М. Сарв, Т. Куль, П. Вероманну, Т. Оя и Х. Кикас.

Калеви Куль

Институт зоологии и ботаники
лаборатория ботаники
ул. Ванемуйсе 21
202400 Тарту, Эстония

Олеви Куль

Тартуский университет
лаборатория экосистем
ул. Тийги 61
202400 Тарту, Эстония

ГЛАВА 1. РАЗВИТИЕ ТЕОРИИ И МОДЕЛИРОВАНИЯ РОСТА РАСТЕНИЙ

Учитывая всеобъемлющее значение продукционного процесса растений для человека, естественно, что вопросами количественного учета роста и развития ряда видов растений занимаются уже несколько веков. В этом отношении специально выделяются деревья, т.к. по старым традициям немецкого лесоустройства во многих странах уже давно внедрен точный количественный учет роста лесов.

Рост (и скорость роста) является одним из наиболее интегральных показателей растительного организма. Рост зависит от очень большого количества факторов и поэтому составление его всестороннего описания весьма затруднительно. Г.Эванс (Evans, 1972, с. 36) перечисляет серию причин усложняющих изучение роста: генетические различия; нелинейность реакций растения; взаимодействие факторов; адаптационные явления в ответ на изменение среды; естественные корреляции между факторами среды; онтогенетические дрейфы; последствие прошлых эффектов среды. Как пишет Г.Эванс (Evans, 1972, с. 36), "попытки выяснить закономерности в столь сложной ситуации лишь с помощью собирания данных и их статистической обработки сходны попытке найти путь в лабиринте методом проб и ошибок". Сложность составления полного описания влечет за собой необходимость выбора наиболее рациональных упрощений, приводящих к минимальным ошибкам. Вряд ли можно надеяться на удовлетворительное решение данной задачи без моделирования.

Если уравнения, описывающие рост, выбирают лишь по соответствию эмпирическим данным, то полученные модели называют эмпирическими; если же уравнения составляют с учетом представлений о механизме процесса роста или же выводятся дедуктивно из определенной системы постулатов, то соответствующие модели называют объясняющими (Ågren, 1981; Loomis et al., 1979; Кулл, Оя, 1984) или механическими (Торнли, 1982) или теоретическими (З.Бихеле и др., 1980) или функциональными, а также физиологичес-

кими или экофизиологическими. Объясняющие модели в свою очередь разделяются на статические модели, в которых рассматриваются условия роста в определенные моменты и ситуации, и на динамические модели, которые моделируют уже сам процесс роста в том или другом масштабе времени (З.Бихеле и др., 1980; Сиротенко, 1981). В зависимости от числа используемых переменных и функций модели разделяются на малые и большие.

Объясняющие модели в сущности составляют теорию рассматриваемой области, так как они описывают планы строения или архетипы организмов. При этом динамическое моделирование уже не занимается столько морфологическими архетипами, рассматриваемыми в классической биологии, столько функциональными архетипами, выделение которых в биологии начинается с работ Я.Иксюлля и его школы (Uexkull, 1928; Brock, 1939; Meyer-Abich, 1963; см. Sutrop, Kull, 1985) и развивается уже с начальных этапов динамического моделирования в биологии (Lotka, 1925; Bertalanffy, 1932, 1942; Reshevsky, 1938). В современных динамических моделях часто используются смешанно как методы дискретного, так и непрерывного анализа. Для адекватного описания подобных моделей вместо языка математического анализа также используются языки программирования. Таким образом, современные программы ЭВМ представляются в некоторых случаях в качестве теории предмета (Partridge et al., 1984; Kull, 1985).

1.1. Эмпирические модели

Эмпирические модели составляют с помощью разных статистических методов обработки данных. На основе регрессионных кривых, линейных, полиномиальных, экспоненциальных или других простых типов уравнений связываются в них значения разных фитометрических показателей. В чисто эмпирических моделях сам вид уравнения не имеет значения, важно лишь максимально хорошее совпадение между данными измерения и соответствующими значениями эмпирической функции.

В лесоводстве широко применяется приближение таблиц роста

эмпирическими кривыми (Нильсон, Кивисте, 1983; Моделирование и контроль ..., 1983; Тарро, 1982 и др.). Хороший обзор 75 функций роста леса представлен в книге А. Кивисте (1988). Многие из моделей роста древостоя, приведенных в библиографии А.Дудека и А.Эка (Dudek, Ek, 1980) также являются эмпирическими. Многочисленные работы посвящены использованию регрессионных методов в изучении роста деревьев (например Карманова, 1976; Кузьмичев, 1977; Дзедзисашвили, 1981; Усольцев, 1985, 1988; Lynch, 1962; Shiue, 1962; Khatamian, Hilton, 1977 и др.), в том числе множественной регрессии (Багинский, 1984; Miller, 1965; Solomon, 1980 и др.). Кроме обычных таксационных показателей (высота дерева, диаметр ствола, распределение диаметров, возраст, бонитет) описаны эмпирическими уравнениями их связь с величиной кроны (Нестеров, Коротков, 1971), количеством ветвей у молодых деревьев (Miller, 1965), массой и распределением листвы (Kinerson et al., 1974) и т.п. Использованы также другие статистические методы, например корреляционный анализ (Zeide, 1980), анализ главных компонент (Liu, Keister, 1978) и др.

Составление эмпирических уравнений является определенным этапом исследования; ими пользуются также в случае, если механизм явления неизвестен или же является слишком сложным для количественного описания.

При описании эмпирических данных математическими функциями оказывается, что более стабильные и обладающие возможностями экстраполяции результаты можно получить в случае, если вместо свободно предвзятого вида функции пользоваться функциями, которые в той или иной мере отражают свойства (характер) процесса роста организма. Простейшими примерами таких уравнений роста являются экспоненциальное и логистическое уравнения. К объясняющим моделям их сближает возможность содержательной интерпретации коэффициентов уравнения.

Преимущества объясняющих моделей, их большое исследовательское и прикладное значение, хорошо описаны в книге З.Бихеле и др. (1984, с. 14-15). Однако до перехода к рассмотрению собственно объясняющих моделей стоит рассмотреть большой промежуточный класс моделей, которые можно назвать "биологическими уравнениями роста"

1.2. Биологические уравнения роста

Биологические уравнения роста проложили дорогу современным динамическим моделям продукционного процесса, однако следует заметить, что в ряде случаев они полезны и используются также в современных экологических или экофизиологических моделях (например Торнли, 1982; Veroman, Kull, 1985).

Исторически первой количественной теорией роста организмов, по П.Г.Светлову (1978, I, с. 88), является т.н. химическая теория роста Т.Робертсона и Вольфганга Оствальда (Robertson, 1908, 1923; Ostwald, 1908), берущая свои основные идеи из работ Ж.Лёва (Loeb, 1906, 1908). Рост организма сравнивается в ней с кинетикой мономолекулярной автокаталитической реакции, которая останавливается благодаря истощению субстрата (Синнот, 1963, с.31). Уравнение Робертсона-Оствальда часто представляется в виде

$$\log (W/w_m - W) = k_1(t - t_1), \quad (1.1)$$

где W - сухая масса растения, w_m - конечная масса, t - время, k_1 - коэффициент скорости реакции и t_1 - время, при котором $W = w_m/2$. Оказывается, что уравнение (1.1) является решением системы

$$\begin{cases} dW/dt = kSW, \\ dS/dt = -kSW, \end{cases} \quad (1.2)$$

если $k_1 = kw_m \log e$. При этом S - количество субстрата, расходуемого при росте. В более поздних интерпретациях (Светлов, 1978, I, с. 89) в качестве причины торможения роста, описываемой таким же образом, рассматривается также накопление побочных продуктов, ингибирующее действие катализатора реакции. Использо-

вание аналогии роста с кинетикой одной единственной реакции оправдывается тем, что несмотря на разнообразие химических и физических процессов в ходе развития, над ними часто превалирует одна доминирующая реакция (master reaction), т.е. основная или управляющая (или лимитирующая) реакция, которая определяет характер динамики процесса роста (Robertson, 1923; Burton, 1936; Светлов, 1978, I, с. 90). В ряде работ показано хорошее совпадение автокаталитической кривой с эмпирическими данными (Остроумов, 1911; Penrose, 1925; Reed, 1927). Естественно, что прямое приложение столь упрощенной модели может приводить к противоречию с данными измерения (например Синнот, 1963, с. 31,32). Однако, учитывая фундаментальность автокаталитического характера процессов органического роста (Hinshelwood, 1946; Ganti, 1979; King, 1978, 1978a; Kull, Leht, 1984; Николис, Пригожин, 1979; Романовский и др., 1984; Хакен, 1980), следует данные уравнения рассматривать как начальный этап в моделировании фундаментальных процессов органического роста.

Представление о мультипликативном или автокаталитическом характере роста привело и к описанию роста растений с помощью простой экспоненциальной функции (Blackman, 1919; Janisch, 1927)

$$dW/dt = kW, \quad (1.3)$$

однако такое описание может быть адекватным только для первой половины онтогенеза побегов. С другой стороны подчеркивается (Kavanagh, Richards, 1934), что совпадение автокаталитической функции с кривой роста ещё не доказывает его автокаталитического характера, так как кривые, близкие к S-образной, можно получить с помощью весьма разных функций. Следует заметить, что наиболее употребимое логистическое уравнение

$$dW/dt = k_2 W - kW^2 \quad (1.4)$$

прямо получается из системы (1.2) и является эквивалентным автокаталитическому уравнению (1.1). Логистическое уравнение (1.4) используется в биологии уже давно в динамике популяций под названием уравнения Ферхюльста-Пирла для описания изменения численности популяций (Динамическая ..., 1974). Из теории биологических популяций привнесена в описание роста организма и другая очень часто используемая функция - уравнение Гомперца (Gompertz, 1825; Мина, Клевезаль, 1976; Тирнли, 1982), которое можно представить в виде

$$\begin{cases} dW/dt = k_1 SW, \\ dS/dt = -k_2 S. \end{cases} \quad (1.5)$$

Так как численность популяции и масса организма являются весьма разными переменными, то использование уравнений популяционной динамики при описании роста организма коренным образом изменяет интерпретацию данных уравнений, чему часто не уделялось достаточного внимания (Куль, 1982). Более детально этот вопрос проанализирован в нашей другой работе (Куль, 1983).

Другое важное направление описания роста простыми уравнениями, имеющее значение до наших дней - это уравнения, которые основываются на представлении о регуляции роста только через лимитирующие факторы. Данное направление начинается с работ Ю.Либиха, Ф.Блэкмана и др. (Liebig, 1855; Blackman, 1905; Gowne, 1942) и учитывает влияние большого количества факторов внешней среды на рост растения. В общем виде данные представления выражаются в виде

$$W = \min(f_1(x_1), f_2(x_2), \dots, f_n(x_n)). \quad (1.6)$$

где x_i - значение i -того фактора среды, f_i - положительная монотонно возрастающая функция (Kaltofen, 1975). Такой подход позволяет упростить выражение зависимости роста от внешних факто-

ров, так как в каждый момент времени действует по данной формуле (1.6) лишь один фактор. На основе такого представления построены позже модели роста Ю.И.Гильдермана, И.А.Полетаева, К.Н.Кудриной, Т.Оя и др. (Гильдерман и др., 1970; Гильдерман, 1974; Колесова, Полетаев, 1969; Полетаев, 1973, 1975; Кудрина, 1973, 1974; Оя, 1980; Оя, 1984).

В работах А.Митчерлиха и Б.Бауле (Mitscherlich, 1909, 1919; Baule, 1918) рассматривается уже взаимодействие разных факторов. Допускается, что для каждого фактора x_i имеет место

$$\partial W / \partial x_i = k_i (w_i - W). \quad (1.7)$$

В таком случае зависимость массы растения от n экологических факторов описана в виде

$$W = w_m \prod_{i=1}^n (1 - \exp(-c_i x_i)). \quad (1.8)$$

В дальнейшем данный подход был усовершенствован (Uven, 1932; Baule, 1953; Visser, 1963, 1964, 1969) и получил определенное биофизическое толкование (Linser, Kaendl, 1951). Результаты, полученные при количественном описании взаимного влияния множества почвенных элементов на рост растений, достаточно скромные, поэтому данный подход сохранил определенное значение до нынешнего времени. Можно сказать, что работы А.Митчерлиха и его последователей заложили основы количественного изучения взаимного воздействия экологических факторов на рост растений (Kaltofen, 1979; Федоров, Гильманов, 1980). Следует заметить, что конкретный вид уравнения, называемого законом Либиха, в разных работах разных. Часто оно выражается с помощью гиперболической функции, например

$$dW/dt = k(I/(k_i + I))(N/(k_n + N))(P/(k_p + P))(S/(k_s + S)), \quad (1.9)$$

где I , N , P и S - интенсивности разных факторов роста (I - интенсивность света, N - концентрация используемого азота, P - фосфора, S - кремния или других субстратов роста) (Chen, 1970; Spain, 1982). Д.Диторо (DiToro, 1980) предлагал вместо внешних концентраций питательных субстратов рассматривать их концентрации внутри организма. Соответственно, в уравнениях типа (1.9) значения N или P выражаются в виде

$$N = q_n - q_{on},$$

$$P = q_p - q_{op}, \quad (1.10)$$

$$S = q_s - q_{os},$$

где q_n , q_p и q_s - внутренние концентрации соответственно азота, фосфора и других субстратов, q_{on} , q_{op} и q_{os} - минимальные внутренние концентрации данных веществ.

С помощью популярной гиперболической кривой описывается также влияние разных токсических веществ на рост:

$$dW/dt = (k/(1+i/K_i))(S/(k_s+S)), \quad (1.11)$$

или

$$dW/dt = kS/(S+k_s(1+i/K_i)), \quad (1.12)$$

где i - концентрация токсического вещества и S - концентрация некоторого субстрата роста (Spain, 1982, с. 185).

В некотором смысле началом нового этапа в моделировании роста организмов явились работы Л.Берталанфи (Bertalanffy, 1938, 1942, 1957, 1957a, 1960, 1964; Bertalanffy, Pirozynski, 1953; Bertalanffy et al., 1977). Он рассматривал рост как

результат двух процессов: анаболизма и катаболизма,

$$dW/dt = k_1 W^m - k_2 W. \quad (1.13)$$

В зависимости от величины m он выделил типы роста 1) $m=2/3$ (ассимиляция пропорциональна поверхности); 2) $m=1$; 3) $2/3 < m < 1$. В его работах, кроме того, были впервые широко разработаны принципы динамического моделирования в биологии. На основе подобных (1.13) представлений составлено уравнение

$$dW/dt = \Phi - R, \quad (1.14)$$

где Φ - суммарный фотосинтез и R - суммарное дыхание растения (Иванов, 1941; Davidson, Philip, 1958). Из данного, начатого работами Л.Берталанффи, направления образовалось ядро современного динамического моделирования роста и продукционного процесса. Из других подходов назовем еще некоторые.

Существует ряд работ по стохастическому моделированию роста организмов. Такой подход связан в первую очередь со сложностью и многофакторностью процесса роста. Например, Д.Карр (Carr, 1966), указывая на суммарный характер роста, пишет, что не существует одного доминирующего механизма роста, в нем принимают участие очень многие процессы организма, весь организм. На возможность стохастической интерпретации уравнений (1.1) и (1.4, т.е. и 1.2) указывалось уже в работе А.Кавано и О.Ричардса (Kavanagh, Richards, 1934). Кроме работ по статистическому анализу процесса роста (Yates, 1950; Rao, 1965; Madsen, 1977) следует особо выделить работу Р.Сандланда и К.Макгилхриста (Sandland, McGilchrist, 1979), в которой рассматривается стохастическое уравнение роста в виде

$$dW/dt = W \cdot f(a, t) + W \cdot E(t), \quad (1.15)$$

где f - непрерывная функция от вектора параметров a и времени t , и $E(t)$ - случайный процесс. На основе стохастических представлений составлены также термодинамические уравнения роста (Зотин, 1974). Попытка информационной интерпретации кривой роста представлена в работах Т.Фрея (Фрей, 1978, 1982).

Г.Бакман интерпретирует рост с помощью понятия органического времени (Backman, 1943; Мауринь, 1980). Предлагаемую им формулу роста можно записать в виде

$$dW/dt = k_0 t^{(k_1 - k_2 \ln t)} \quad (1.16)$$

Серия проблем и возможностей интерпретации связана со способами (механизмом) детерминации конечного размера организма. Часто максимальный размер входит в уравнение роста в качестве параметра (1.1, 1.8). Такой подход критикуется В.Желавским (Żelawski, Lech, 1979, 1980; Żelawski, 1981; Żelawski, Sztencel, 1981); он предпочитает нормализовать рост в отношении максимального времени роста (длины периода роста) t_m и предлагает уравнение

$$dW/dt = rW(1 - (t/t_m)^a) \quad (1.17)$$

Близкое по идее уравнение роста предложено Р.С.Зотиной и А.И.Зотиным (Зотина, Зотин, 1973; Зотин, Зотина, 1975):

$$dw/dt = kW(t_m - t) \quad (1.18)$$

Все вышеприведенные уравнения роста являются непрерывными. Однако учитывая то, что важным компонентом органического роста является размножение дискретных клеток, разработаны и дискретные модели роста. Среди них наибольшую известность получили модели, основанные на формализме генеративных грамматик типа систем

Линденмайера (Hermán, Vitányi, 1976). В таких моделях обычно одновременно рассматривается как рост, так и дифференциация клеток.

Уравнения роста (1.1 - 1.18), описанные в данном разделе, используются как описания роста целого организма, так и для отдельных его частей или органов в течение онтогенеза. Некоторые исследователи подчеркивают, что в разных этапах онтогенеза рост имеет разный характер и должен описываться по-разному. И.И.Шмальгаузен (1984) считал, что в онтогенезе сменяют друг друга периоды, в каждом из которых рост может быть описан уравнением

$$W = mt^k. \quad (1.19)$$

Использованию ступенчатого параболического уравнения для описания роста древостоев посвящена работа И.А.Терскова и М.И.Терсковой (1980). С.Броди (Brody, 1945) предлагал описать рост в самоускоряющейся фазе уравнением (1.3), а в замедляющейся фазе уравнением

$$dW/dt = k(w_m - W). \quad (1.20)$$

Особые проблемы возникают, если рассматриваются относительные функции роста, т.е. изменения соотношения размера одного органа к размеру другого органа или всего организма. Здесь подходят уже к проблеме координации роста разных частей (органов) организма. Основополагающая работа в этом направлении принадлежит Дж.Хаксли (Huxley, 1932), который предлагал и изучал уравнение

$$W_1 = kW_2^a, \quad (1.21)$$

где W_1 и W_2 - величины разных органов (или органа и организма).

Данное уравнение (1.21) можно получить из уравнения

$$dW_1/(W_1 dt) = a dW_2/(W_2 dt) , \quad (1.22)$$

т.е. из допущения, что соотношение удельной скорости роста органа к удельной скорости роста организма (или другого органа) остается постоянным. Уравнение (1.21) называется аллометрическим. Проблемам описания роста аллометрическими уравнениями посвящено много работ (Barton, Laird, 1969; Bertalanffy, 1952; Gould, 1966, 1971; Laird, 1965; Laird et al., 1968; Reeve, Huxley, 1945; Sholl, 1954; White, 1981; Дюльдин, 1973; Коростышевский, Эппель, 1979; Мина, Клевезаль, 1976), в том числе специально по проблемам роста деревьев (Hempel, 1968; White, 1981; Yandle, Wiant, 1981; Хильми, 1957; Кофман, 1981, 1986). Аллометрическое соотношение используется и в некоторых динамических моделях роста деревьев (Ledig, 1969). Особый интерес к аллометрическому уравнению роста объясняется с одной стороны тем, что данное уравнение является основным уравнением в теории биологического подобия (Günther, 1975; DeRome, 1977, 1978; Martinez, 1965; McMahon, 1973, 1980; Кофман, 1986). С другой стороны, соотношение роста разных органов приводит уже к проблемам количественной морфологии, количественного изучения формы организмов, в том числе аффинных преобразований биологических форм (Thompson, 1917; Bookstein, 1978; Kull, 1980, 1984; Кофман, 1986; Петухов, 1981). Отсюда начинаются также физиологические интерпретации, касающиеся регуляции роста распределением питательных веществ внутри организма (Bernstein, 1934; Lumer, 1937).

Специальное, более сложное направление в моделировании роста представляют клеточные модели роста (Thompson, 1942; Witten, 1981; Петухов, 1981; Смолянинов, 1980). В этих работах анализируется рост и изменение формы организма (органа, ткани) в зависимости от параметров роста и размножения клеток.

Этим мы перечислили основные направления в исследовании роста с помощью простых уравнений. В ряде работ имеется более детальный обзор некоторых из названных направлений (Количественные ..., 1975; Заика, 1982; Мина, Клевезаль, 1976).

Если из-за простоты многие из вышеприведенных уравнений роста применяются с успехом для описания роста разных организмов, то более сложные динамические модели обычно уже довольно специфичны. Однако, при составлении больших динамических моделей следует учитывать те результаты, которые достигнуты с помощью простых уравнений роста. В ряде больших моделей простые уравнения роста используются в качестве составных частей модели (например Торнли, 1982). С другой стороны, многие основные идеи о регуляции и количественных зависимостях роста были впервые высказаны и исследованы уже в указанных первых работах по математическому моделированию роста растений. Ряд результатов (особенно те, которые получены с клеточными моделями роста) пока еще не учитывается или учитывается недостаточно в больших моделях роста.

Общим недостатком простых уравнений роста является их малая привязанность к конкретным параметрам внешней среды, очень упрощенный и лишь косвенный учет влияния экологических факторов на процессы роста. Кроме того, в таких уравнениях внутренняя структура растения часто полностью опускается, или же учитывается очень упрощенно. Для преодоления этих недостатков разрабатываются более сложные динамические модели роста, к рассмотрению которых мы теперь приступим.

1.3. Динамические модели роста

Динамические модели роста требуются в основном в двух разных целях:

а) в целях объяснения разных явлений, связанных с процессами роста; в таких моделях математические функции выбираются на основе представлений о механизме рассматриваемых явлений, параметры имеют содержательную интерпретацию и могут быть измерены подобно физическим величинам; такие модели имеют объяснительную силу, однако, из-за влияния большого количества второстепенных факторов на исследуемые процессы, вычисляемые значения переменных модели обычно не очень хорошо совпадают с данными измерения; такие модели называются также

исследовательскими;

б) в целях получения удобного средства для практического прогнозирования и как руководства хозяйствования; математические функции в таких моделях обычно выбираются чисто эмпирические или полумпирические, чтобы получить как можно лучшее совпадение с реальной динамикой процессов; объяснительная сила таких моделей мала, но зато их можно построить в относительно короткий срок и в ряде случаев такие модели достаточны для использования в решении практических задач; такие модели называются экономическими. Однако следует сказать, что прогноз является более стабильным, если в используемой модели отражаются основные черты принципиальных механизмов роста.

Развиваясь, исследовательские и экономические модели дополняют друг друга, однако вряд ли когда-нибудь полностью сходятся.

Органический рост является принципиально нелинейным процессом, что приносит с собой дополнительные трудности анализа моделей роста. Если приведенные в главе 1.2 уравнения роста в большинстве аналитически решаемы, то в случае большинства современных более сложных моделей возможен лишь численный анализ. Из-за этого сложные динамические модели могли быть развиты лишь после появления быстродействующих компьютеров (см. Spain, 1982; Kull, 1985). Кроме того, немаловажное значение имело интенсивное исследование продукционного процесса растений, начавшееся с разработки проблем влияния световых условий на продукционный процесс растений, а также характера радиационного режима внутри растительности (Monsi, Saeki, 1953; Росс, 1975).

Заметный поворот в моделировании роста растений произошел в начале 1960-х годов. Ранние модели являются как правило довольно бедными в отношении описания растительного организма; растение описывалось обычно лишь посредством одной переменной состояния (масса, высота и т.п., например модели 1.4, 1.9 и др.), независимых характеристик среды учитывалось мало, или же они были учтены совершенно однообразно, как например в моделях типа уравнения А.Митчерлика (1.6 – 1.9). В сложных динамических моделях, которые разрабатываются начиная с 1960-х годов, наоборот, отражаются уже достаточно детальные представления о механизмах продукционного процесса и строения растительного организма. Они

часто содержат до десятка фазовых переменных, описывающих состояние растения, несколько переменных среды и десятки параметров. Подобные модели стали к настоящему времени основным средством анализа и упорядочивания существующих данных и развития представлений о продукционном процессе. За последние 25 лет во всем мире разработано большое количество моделей, число которых (учитывая опубликованные модели, которые описывают рост целого растения с несколькими органами или компонентами массы) превышает теперь уже 300.

К настоящему времени существует уже методика для разработки моделей сельскохозяйственных культур более-менее конвейерным методом (McKinion, Baker, 1983). Но следует подчеркнуть, что подавляющее большинство таких моделей описывают однолетние растения. Для многолетних растений, в том числе для деревьев, таких моделей существует лишь несколько десятков (гл.2).

Развитие динамического моделирования продукционного процесса растений в последнее время разделяют (следуя О.Д. Сиротенко) на три этапа (поколения).

Модели первого поколения - это в основном простые модели углеродного баланса растения, часто являющиеся лишь качественными. С одной стороны, сюда относятся балансовые уравнения роста типа Пюттера-Берталанфи и разные варианты его развития (например Davidson, Philip, 1958). С другой стороны, сюда относятся и более совершенные модели, в которых система потоков входов и выходов усложнена благодаря разделению растения на основные органы (Austin et al., 1964). К примеру можно привести систему уравнений роста растения Ю.Росса (1966, 1967), которая стала основой при разработке многих моделей второго поколения. Она состоит из четырех уравнений, отдельно для скорости роста листьев (L), стеблей (S), корней (R) и репродуктивных органов (F) и имеет следующий вид:

$$dW_j/dt = k_1 \sum_i a_{ij} \Phi_i - k_2 R_j - V_j + W \sum_i b_{ij} \quad (1.23)$$

где $i, j \in (L, S, R, F)$; W_j - масса органа j , Φ_j - его фотосинтез, R_j - дыхание, V_j - интенсивность умирания (опадения) данного органа

и W — биомасса всего растения.

Величины a_{ij} образуют матрицу вегетативного роста и показывают, какая часть из продуктов фотосинтеза Φ_i органа i переходит из органа i в орган j . Другими словами, (a_{ij}) — это матрица первичного распределения ассимилятов или т.н. матрица функций вегетативного роста. (b_{ij}) является матрицей функций репродуктивного роста, или перераспределения ассимилятов в ходе роста.

С первым поколением моделей появились классические работы по математическому моделированию продукционного процесса (Monsi, Saeki, 1953; Monsi, 1960; Gaastra, 1959; de Wit, Brouwer, 1968).

Модели второго поколения характеризуются детальным описанием блока фотосинтеза (поэтому О.Д.Сиротенко называет их также донорными моделями) и благодаря детальному описанию микрометеорологических процессов внутри растительного покрова они нередко стали весьма громоздкими. На этом этапе усиленно использовались эмпирические зависимости продукционного процесса от факторов среды. Разрабатывалась серия больших моделей для конкретных сельскохозяйственных культур.

Небольшой обзор моделей по культурам приведен в книге А.Н.Полевого (1983), существуют и некоторые другие обзоры (Hesketh, Jones, 1976; Сиротенко, Горбачев, 1977; З.Бихеле и др., 1980; Моделирование ..., 1986).

В ряде работ рассмотрены достаточно общие модели роста, не относящиеся к конкретным видам растений (Thornley, 1969, 1976; Mathematics..., 1981; Полетаев, 1973; Кудрина, 1973, 1974; Гильдерман, 1974 и др.). Моделирование роста сильно поддерживается Американским Обществом инженеров сельского хозяйства (ASAE). В СССР также вышла серия монографий по вопросам математического моделирования продукционного процесса (Росс, 1975; Нерпин, Чудновский, 1975; Тооминг, 1977, 1984; З.Бихеле, Молдау, Росс, 1980; Сиротенко, 1981; Полевой, 1983; Динамическое

Важным шагом в моделях второго поколения было разделение биомассы каждого органа на две части — структурную массу и фонд ассимилятов (Thornley, 1976; Charles-Edwards, 1979). С другой стороны, в них явно учтена роль минеральных веществ в образовании биомассы (Thornley, 1976), а также роль водного обмена в регуляции роста (З.Бихеле и др., 1980).

В моделях третьего поколения наряду с фотосинтезом (т.е. донором) существенную роль играет сам процесс роста (т.е. акцептор, поэтому они названы также акцепторными моделями). Регуляция и саморегуляция процессов роста и развития стоит в них на центральном месте в управлении продукционным процессом (ведь как стало ясным, во многих случаях можно сказать, что рост управляет фотосинтезом, а не наоборот (Sweet, Wareing, 1966)). Таким образом, модели этого поколения являются более биологическими по сравнению с предыдущими. Существенным является отказ от т.н. ростовых функций (см. уравнение 1.23), т.е. описания распределения ассимилятов на основе предопределенной эмпирической матрицы коэффициентов распределения. В новых моделях некоторым образом описывается уже сам механизм транспорта и распределения ассимилятов. Прогнозирующие модели третьего поколения являются нередко менее громоздкими, чем модели второго поколения, зато по качественному поведению они на порядок богаче возможностями. Если в предыдущих моделях часто в случае нехватки информации использовался принцип оптимальности, то теперь им пользуются меньше. Зато описание действительных механизмов функционирования косвенно получается похожим на оптимальное (т.н. квазиоптимальное) поведение системы. Примером модели третьего поколения является модель Погода-Урожай-3, разработанная О.Д.Сиротенко и Е.Е.Абашиной (1985).

ГЛАВА 2. ДИНАМИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ РОСТА ДЕРЕВЬЕВ.

Динамические экофизиологические модели роста целого дерева дают возможность соединить существующие знания о физиологических и экофизиологических процессах и явлениях в единую систему, и благодаря этому найти узкие места, количественные разногласия и нерешенные проблемы для дальнейшего экофизиологического исследования. Обзор и анализ существующих моделей делает также более ясным современную ситуацию в проблемах количественного экофизиологического анализа роста деревьев.

Определяющим в динамическом моделировании роста древостоев в настоящее время является вопрос: насколько можно усовершенствовать и уточнить модели роста отдельного дерева. Поэтому составление модели роста дерева является центральным компонентом в большинстве современных исследовательских программ лесных экосистем (Andersson, 1980; Bruning et al., 1979; Frey, 1981; Hari et al., 1985; Шугарт и др., 1982).

В существующих обзорах по моделированию роста деревьев детально рассматривались эмпирические уравнения роста (Munro, 1974; Dudek, Ek, 1980 и др.). Динамическое моделирование роста деревьев, которое началось в конце 1960-тых годов (Madgwick, 1970; Shugart, West, 1980; Куль, Оя, 1984), рассматривалось в обзорах без особого разделения моделей дерева и древостоя (Ågren, 1981; Четвериков, 1985; Оя, 1985). Однако правильнее было бы выделить из моделей для сравнения лишь те части (подмодели), в которых описываются одинаковые вещи. Следуя этому правилу, в данном обзоре сравниваются лишь модели или подмодели, описывающие ростовой процесс дерева. Проблемы построения и соединения некоторых отдельных блоков моделей роста деревьев рассмотрены в других специальных работах (Ågren, 1981; Jarvis, 1981; Landsberg, 1981; Куль, Оя, 1984) и более детально рассматриваются в гл. 3 данной работы.

Охарактеризуем теперь кратко более 25 наиболее известных динамических моделей роста деревьев.

Сперва рассмотрим экофизиологические модели, в которых дерево описывается одной фазовой переменной. Это главным образом разные модели древостоев, в которых одной из главных составляющих является подмодель (уравнение) роста дерева, но сюда относятся и некоторые несложные модели собственно деревьев. Этот список не является полным; отчасти такие модели рассмотрены и в обзорах Х.Шугарта и Д.Веста (Shugart, West, 1980; Shugart, 1984).

В качественной модели И.А.Полетаева (1966) анализируется возможность с помощью определенного балансового представления объяснить пределы и характер динамики роста деревьев. Модель приведена также в книге Ю.И.Гильдермана (1974).

В модели проростка дерева Ф.Ледига (Ledig, 1969) рассматривается рост в течение одного сезона, который описывается с помощью одного отчасти физиологически интерпретируемого дифференциального уравнения.

В модели JABOWA (Botkin et al., 1972) описана популяционная динамика древостоя. Рост описан одним уравнением, в котором влияние разных внешних факторов характеризуется с помощью относительных безразмерных коэффициентов. То же уравнение роста было использовано и в некоторых других моделях роста древостоев - FORET (Shugart, West, 1977), KIAMBRAM (Shugart et al., 1980).

Модель роста дерева М.Матсуды и А.Баумгартнера (Matsuda, Baumgartner, 1975), хотя и описывает рост дерева с помощью одной динамической переменной, учитывает вертикальное распределение листовой поверхности и некоторые внешние факторы (температура, освещенность).

В модели роста дерева В.В.Галицкого и А.С.Комарова (1978) рост дерева в сообществе нормируется с помощью функции роста свободнорастущего дерева. Однако эта функция авторами экофизиологически не раскрывается.

Модель древостоя SWAMP (Phipps, 1979) составлена для изучения влияния персудавления на рост леса. Модель близка к модели JABOWA. Рост дерева (ствола) описывается одним несложным уравнением, причём форма ствола представляется в виде параболоида.

Модель круговорота элементов в лесной экосистеме FORCYTE (Kimmins et al., 1981; Kimmins, Scoullar, 1984) содержит описание роста биомассы деревьев в виде несложного биологического урав-

нения роста. Модель использовалась для древостоев *Pseudotsuga menziesii* и *Pinus taeda*.

В подмодели лесной растительности глобальной модели В.Ф.Крапивина и соавт. (1982) описывается также рост древостоев и влияние на него ряда факторов, в т.ч. антропогенных.

Модель Н.А.Бородиной (1982) для описания онтогенетической динамики роста *Hipporhae rhamnoides* составлена с использованием идеи модели И.А.Полетаева (1966), с учетом изменения определенных энергетических расходов на транспорт воды.

Модель многовидового древостоя Дж.Глассен и М.Барбера (1983) включает описание сезонного роста деревьев, учитывающее влияние водных условий, температуры, световой конкуренции и прироста предыдущего года на рост деревьев.

Модель роста древостоев М.Д.Корзухина (1986) использует для роста дерева одно дифференциальное уравнение (для диаметра или биомассы), которое образует систему с уравнением для числа деревьев на площади. Модель в первую очередь описывает явления конкуренции в древостое.

Теперь рассмотрим модели, в которых дерево описывается несколькими фазовыми переменными.

Модель роста дерева Р.Борхерта (Borchert, 1973) имеет 3 фазовых переменных (длина ствола, размер листьев и размер корней) и сравнивалась с данными роста *Quercus palustris* (Borchert, 1975). Основное внимание обращается на ритмичность роста, которая может возникать благодаря взаимодействию подземной и надземной части дерева.

Модель энергетики леса TEEM (Shugart et al., 1974), идентифицированная для древостоя *Liriodendron tulipifera*, имитирует в субмодели первичной продуктивности рост деревьев в течение нескольких лет, учитывается рост листьев, ствола и корней и влияние фонда ассимилятов на скорость роста. Для хвойных деревьев была построена аналогичная модель CONIFER (Sollins et al., 1981).

В модели Л.Промница (Promnitz, 1975) описывается рост дерева *Populus*, обращая специальное внимание на распределение ассимилятов. Фазовых переменных 4: масса листьев и корней, диаметр и длина ствола. В последующей работе (Rose, Promnitz, 1975) проводилось сравнение модели с экспериментальными данными.

Модель древостоя SDF (Sollins et al., 1976) описывает рост деревьев *Liriodendron* лишь в течение одного сезона, рассматривается рост листьев, почек, ствола и мелких корней. Учитывается влияние фонда ассимилятов на скорость роста.

Большая модель древостоя CERES (Dixon et al., 1978) для *Quercus* является относительно детальной, описывающей рост деревьев в течение нескольких лет. Деревья характеризуются 10 фазовыми переменными: функционирующая структурная масса и фонд ассимилятов отдельно 4 органов (листва, ствол, корни, плоды), масса ядровой древесины ствола и корней. Передвижение ассимилятов зависит от разницы масс фондов.

Модель П.Рачко (1978, 1979; Свирежев, 1981) использует для описания дерева 4 фазовых переменных (масса листьев, ствола и корней, валовая продукция). Рост зависит от уровня доступного для дерева азота, фосфора, кальция и натрия. Распределение прироста выбирается таковым, чтобы прирост общей биомассы дерева в следующий момент (при условии постоянства среды) был максимальным. На прирост биомассы влияет лишь тот минеральный элемент, который находится в относительном минимуме. Модель допускает анализ роста в течение нескольких лет.

Модели FAST-P и FAST-S (Lohammar et al., 1980) построены для описания газового обмена у *Pinus sylvestris*, первая для моделирования суточной динамики, вторая (упрощенная) для использования в блоках роста в моделях более длинного периода. Влияние водного обмена на газообмен реализовано через функцию сопротивления устьиц.

В детальной модели дерева PT (Ågren, Axelsson, 1980) для *Pinus sylvestris* использовано 11 фазовых переменных – содержание воды, азота, фонд ассимилятов и 8 компонентов структурной биомассы. Модель задумана для описания сезонного роста. В описаниях ряда процессов регуляции роста используются простые постулированные функции, не интерпретируемые физиологически. Модель не допускает расчетов многолетнего роста.

Модель Т.Ингестада и др. (Ingested et al., 1981) предлагает описание потока азота в течение роста древостоя *Pinus sylvestris*. В модели 3 фазовых переменных (масса углерода в листьях, масса азота в листьях, масса азота в опаде листьев), анализируются периоды до 20 лет.

В модели дерева Р.МакМуртри (McMurtrie, 1981) для *Eucalyptus regnans* анализируется воздействие водного обмена на рост дерева в онтогенетическом масштабе. Полная модель содержит 4 фазовых переменных: масса дерева, потенциалы воды в листьях и в почве, число деревьев на площади. Однако в используемой функции суммы фотосинтеза одного дерева постулируется плато.

В другой модели Р.МакМуртри (McMurtrie, 1981a) для описания главным образом конкуренции между деревьями используется немного видоизмененная трёхкомпонентная модель роста растения Дж.Торнли (Thornley, 1976). Результаты моделирования сравниваются данными роста *Pinus radiata*.

В простой модели древостоя В.В.Бугровского и др. (1982) отдельные деревья не рассматриваются. Фотосинтез вычисляется отдельно для 5 горизонтальных слоев листвы в зависимости от световых условий, прирост распределяется пропорционально соотношению масс листвы и нефотосинтезирующей части.

Модель древостоя А.Мягелой (Mäkelä, 1982) для *Pinus sylvestris* включает подмодель роста дерева, описывающую рост с шагом в 1 год. Учитывается вертикальное распределение лиственной поверхности, отдельно рассматривается рост листвы, ветвей, ствола и корней; распределение ассимилятов определяется параметрами, линейно зависящими от общего фотосинтеза дерева.

Р.МакМуртри и Л.Рольф (McMurtrie, Wolf, 1983) представляли простую динамическую модель для роста древостоя с 3 фазовыми переменными (масса листвы, корней и ствола). Это очень простая и естественная модель, в которой максимальная фотосинтетическая продуктивность на единице площади леса взята за постоянный параметр. Одна версия модели успешно применялась при описании продукционного процесса у *Pinus radiata* (Byrne et al., 1986). В работе П. Веста (West, 1987) данная модель развивается для описания роста индивидуального дерева.

В простой качественной модели Т.Оя (1984) с двумя фазовыми переменными (надземная и подземная масса) распределение прироста между двумя органами описывается на основе принципа минимума. Модель является по представлениям близкой к модели Р.Борхерта (Borchert, 1973), однако более простой и не включает специфических признаков деревьев; количественная идентификация модели не производилась.

Модель роста PUU (Куль, Куль, 1984) для *Picea* является наиболее физиологической из моделей, описывающих рост дерева в многолетнем масштабе. Фазовых переменных 9 (масса листвы, ствола, толстых и тонких корней, фонд ассимилятов в листве, в стволе, в корнях, фонд подвижных азотных соединений, высота дерева). Распределение ассимилятов впервые описывается на основе механизма Мюнга с учетом влияния потенциала воды в разных частях дерева. Модель PUU-1, представленная в данной работе, является усовершенствованной версией модели PUU; кроме многолетней динамики роста в ней описывается также сезонная динамика.

В модели ельника Т.Г.Гильманова и О.В.Честных (Гильманов, Честных, 1985; Честных, 1986) моделируется рост деревьев в течение одного сезона или немногих лет, онтогенез деревьев не рассматривается. Фазовыми переменными описываемого дерева являются 8 компонентов запаса фитомассы дерева плюс фонд ассимилятов. Для описания распределения ассимилятов с помощью относительных функций роста в 6 фазофазах требуется 42 эмпирических коэффициента.

Модель П.Хари и др. (Hari, Kaipainen et al., 1985) имитирует многолетний рост древостоя *Pinus sylvestris*. Рост дерева характеризуется 5 фазовыми переменными (масса хвои, ветвей, ствола и корней, и высота дерева). Функции распределения прироста вычисляются с использованием предположения, что масса хвои, которая находится выше определенного уровня, пропорциональна активной площади сечения ветвей и ствола. Рост в высоту регулируется световыми условиями кроны дерева.

Как мы видели, многие из существующих моделей допускают вычисление роста дерева лишь в течение короткого периода жизни дерева. Это связано главным образом с тем, что они не содержат ясного представления о механизмах, через которые размеры дерева влияют на прирост, т.е. объясняющих эффект торможения роста во второй половине онтогенеза дерева. Пока существуют лишь отдельные достаточно детальные динамические модели, которые позволяют удовлетворительно описать многолетний рост деревьев (Mäkelä, 1982; McMurtrie, Wolf, 1983; Hari et al., 1985; Куль, Куль, 1984). Они и являются первыми экофизиологическими моделями, которые могут заменить предыдущие эмпирические модели роста деревьев (например KIM для *Pinus sylvestris* - Alder, Schneider,

1979; Wenk, 1978; Терсков, Терскова, 1980; Сабо, 1984; Усольцев, 1985; Фрей, 1985 и др.). До тех пор, пока недостаточно развита идентификация экофизиологических моделей, такие эмпирические модели играют ещё важную роль в практике. Кроме того, существует ещё ряд моделей, построенных специально для объяснения определенных отдельных эффектов роста деревьев (например Horn, 1971; Maillette, 1982; Paltridge, 1973; Карев, 1985; Кофман, 1981 и др.). Сюда относится например и модель И.Иваса и др. (Iwasa et al., 1984), в которой на основе модели световых условий в пологе леса объясняется образование разных форм кроны дерева. Подобные теоретические работы всегда очень нужны для улучшения представлений об отдельных аспектах процесса роста.

Среди представленных динамических моделей доминируют модели первого и второго поколения, сделаны лишь самые первые шаги в разработке моделей третьего поколения. В приведенных моделях очень часто использовались эмпирические зависимости, в ряде случаев прирост выводился как остаток баланса вещества, иногда и использовались определенные управляющие экстремальные принципы. Однако в физиологии древесных растений еще много неиспользованных в моделировании экспериментальных результатов, которые позволили бы более адекватно описать ростовой процесс дерева. В частности это относится к представлениям о внутренней регуляции процесса роста.

Существует ряд работ, в которых разработаны модели отдельных процессов или блоков, связанных с продукционным процессом, но не рассматривается при этом сам рост дерева. Это в первую очередь относится к моделям водного хозяйства деревьев, для описания которого существует ряд специальных моделей. Включение подобных результатов в модель роста целого дерева допускало бы существенного продвижения в области моделирования роста деревьев. С этой целью перейдем в следующей главе к более детальному рассмотрению состояния дел в области разработки отдельных блоков моделей продукционного процесса деревьев.

ГЛАВА 3. ОСНОВНЫЕ БЛОКИ СОВРЕМЕННЫХ МАТЕМАТИЧЕСКИХ МОДЕЛЕЙ РОСТА ДЕРЕВЬЕВ

Составление современных динамических моделей фитопродукционного процесса немыслимо без детального знакомства со структурой и функционированием моделируемого объекта, а также без опоры на существующие результаты в разработке моделей отдельных физиологических процессов – блоков модели целой системы. Многие результаты развития разных блоков математических моделей продукционного процесса используются и для разработки моделей роста деревьев.

В качестве таких блоков или подмоделей можно выделить описания процессов фотосинтеза, транспорта ассимилятов, дыхания, водного обмена, обмена минеральных элементов и регуляции роста. Рассмотрим теперь современное состояние моделирования отдельно в области всех этих блоков. Особое внимание будем при этом обращать на разработанность данных аспектов в существующих моделях роста деревьев.

Метеорологический и почвенный блок здесь отдельно рассматриваться не будут, так как они менее биологические и их анализ представлял бы специальную работу. Кроме того, детальный метеорологический блок необходим в первую очередь в моделях, в которых рассматриваются быстрые процессы, в том числе суточная динамика. Однако некоторые необходимые сведения об этих блоках приводим в связи с рассмотрением блоков фотосинтеза, водного обмена и азотного обмена.

Проблемы регуляции роста имеют особенно большое значение у моделей третьего поколения. Некоторые аспекты регуляции роста, которые важно учитывать в построении модели роста целого дерева, будут рассмотрены в гл. 4.

Существует целый ряд руководств по физиологии роста древесных растений (Busgen, Münch, 1931; Tree ..., 1962; Wilson, 1970; The formation ..., 1964; Physiology ..., 1970; Kozlowski, 1971; Zimmermann, Brown, 1980; Крамер, Козловский, 1983; Лир и др.,

1974; Физиолого-биохимические ..., 1978; Мори, 1980). Нашей задачей не является повторение представленного в этих книгах материала. Обратим внимание лишь на те аспекты, которые кажутся нам наиболее важными с точки зрения составления динамических моделей роста целого дерева. Специально рассмотрим разработанность разных блоков в существующих математических моделях продукционного процесса деревьев.

3.1. Фотосинтез

Существующие математические модели фотосинтеза можно, немного упрощая, разделить на три группы:

- 1) модели, которые описывают фотофизические, фотохимические и биохимические механизмы фотосинтеза, предназначенные для исследования механизмов фотосинтеза;
- 2) модели, предназначенные для описания фотосинтеза на уровне листа;
- 3) модели, используемые в блоках фотосинтеза моделей роста или углеродного обмена целого растения, и являющиеся часто полуэмпирическими или же упрощенными вариантами моделей двух предыдущих типов.

Развитие биохимических моделей тесно связано с накоплением знаний о механизмах фотосинтеза. Так как фотосинтез является сложной совокупностью многих биохимических реакций, то для системного анализа имеющихся знаний использование математических методов оказывается неизбежным. Модели такого рода обобщают знания как о кинетике конкретных реакций, так и о системе реакций в целом (напр. Рабинович, 1953; Лайск, 1977; Farquhar, Caemmerer, 1982).

В моделях на уровне листа или сообщества для описания зависимости фотосинтеза от интенсивности радиации и концентрации, CO_2 чаще всего используют функции типа Михаэлиса-Ментена. Такая функция является двухпараметровой прямоугольной гиперболой и имеет довольно простую механическую интерпретацию (Chartier, 1966). Но интенсивность фотосинтеза зависит и от других факторов среды (температура, концентрация кислорода и др.) и для учета

влияния этих факторов параметры гиперболы принимаются переменными (напр. Lommen et al., 1971; Будыко, Гандин, 1966; Hozumi et al., 1972) или же фотосинтез представляется как произведение функций от факторов среды (напр. Curry et al., 1975; Полевой, 1978; Будаговский и др., 1964). Показано, что в зависимости от условий, реальные формы функции фотосинтеза варьируются между кривыми Михаэлиса-Ментена и Блекмана (Charles-Edwards, Ludwig, 1974; Звалинский, Литвин, 1983). Поэтому для описания зависимости фотосинтеза от внешних условий часто используется трехпараметровая непрямоугольная гипербола, которая тоже может при определенных предположениях обладать физическим смыслом (Chartier, 1970; Звалинский, Литвин, 1983). Но если главной целью не является точное описание CO_2 -газообмена одного листа, а вычисление интенсивности фотосинтеза сообщества, то используют более эмпирические функции (напр. Peat, 1970; Enoch, Sacks, 1978; Росс, Бихеле, 1969). Математические формулы описания кривых фотосинтеза основательно проанализированы в работах Дж.Торнли (1982) и Дж.Гондриана (Goudriaan, 1979). В обзоре О.Якобсена (Jacobsen, 1983) приведены 14 разных простых уравнений фотосинтеза.

На величину CO_2 -обмена листа или растения влияют кроме свойств биохимического аппарата фотосинтеза также темновое дыхание и устьичная регуляция. Учет темнового дыхания во время фотосинтеза станет особенно важным, если по данным CO_2 -обмена хотят получить количественную оценку работы биохимического аппарата фотосинтеза (Bravdo, 1968; Chartier, 1970). Серьезной проблемой при этом является то, что по данным многочисленных экспериментов темновое дыхание на свету подавляется, однако как количественные, так и качественные аспекты этого явления пока не совсем ясны (Семихатова, Заленский, 1982; Singh, Naik, 1984; Kull et al., 1985). При моделировании роста целого растения или сообщества можно использовать более эмпирическим описанием газообмена и вопрос о величине темнового дыхания листьев можно опускать.

Интенсивность фотосинтеза сильно зависит от концентрации CO_2 , поэтому важным звеном регуляции является сопротивление диффузии CO_2 от окружающего воздуха до реакционных центров в листе. Обычно выделяют отдельные сопротивления (Gaastra, 1959), из которых особенное положение имеет устьичное сопротивление, так

как устьицы являются главными внутренними регуляторами фотосинтетической деятельности листа (Молдау, 1977). В ранних моделях роста растений учитывали лишь световой чувствительностью устьиц (напр. Lommen et al., 1971; Allen et al., 1974), но устьичная регуляция тесно связана также водными условиями растения. К настоящему времени накопились многочисленные экспериментальные данные о зависимости открытости устьиц от водного потенциала листа и от влажности воздуха. Построены также некоторые модели для описания таких зависимостей (Reschke, 1970; Hall et al., 1976; Maier-Maercker, 1981). Но, во-первых, такие модели довольно сложные, а во-вторых, они недостаточно обеспечены количественными экспериментальными данными. Поэтому в большинстве моделей роста растений для описания зависимости устьичного сопротивления от водных условий используют эмпирические уравнения (напр. Curry et al., 1975; З.Бихеле и др., 1980).

Устьичная проводимость зависит также от концентрации CO_2 . Как показали австралийские ученые, устьицы устроены так, что при постоянной внешней концентрации CO_2 , концентрация CO_2 в межклетниках останется неизменным, независимо от интенсивности фотосинтеза (Wong et al., 1978; 1979).

Поля интенсивности света и концентрации CO_2 внутри листа являются неоднородными из-за сложной пространственной структуры листа. Но лишь единичные модели листа учитывают это явление (Лайск, 1968; Sinclair et al., 1977; Parkhurst, 1984). Естественно, что в моделях целого растения или сообщества пространственной структурой листа можно не учитывать.

Как было сказано, в моделях целого растения или сообщества используют упрощенные блоки фотосинтеза с эмпирическими или полуэмпирическими функциями. Такое положение вполне оправдано, так как в таких случаях модель не должна описывать всех возможных эффектов, а дать более-менее адекватные значения фотосинтеза в естественных пределах изменения внешних факторов в относительно длинных периодах роста. В таких моделях важно учитывать градиенты характеристик внешней среды (в частности радиации) внутри сообщества, а также онтогенетические и адаптационные изменения фотосинтетического аппарата. В ранних этапах развития моделирования продукционного процесса растений особое внимание уделялось расчетам световых условий. К нынешнему времени разработаны

удовлетворяющие модели для световых условий растительных сообществ, которых можно рассматривать горизонтально однородными (напр. Monsi, Seeki, 1953; Росс, 1975; и др.), а также модели, учитывающие горизонтальную неоднородность сообщества или описывающие радиационное поле в пределах одного растения (напр. Nilson, 1971; Charles-Edwards, Thornley, 1973; Росс, 1972). Если световой режим учитывается в большинстве моделях с высокой точностью, то онтогенетические изменения фотосинтетического аппарата учитывают редко (напр. Angus, Wilson, 1976; Полевой, 1978). Также редко включены в модели возможные адаптации фотосинтетического аппарата на доминирующие условия внешней среды (Angus, Wilson, 1976). Х.Тооминг (1984) использует в своей модели предположение, по которому световые кривые фотосинтеза изменяются в пределах одного растения или посева таким образом, что обеспечивается наибольшая энергетическая эффективность сообщества. В модели японских ученых (Hozumi et al., 1972) параметры световой кривой фотосинтеза (прямоугольная гипербола) зависят от доминирующих интенсивностей света по эмпирическим функциям. Исходя из принципа оптимальности, Х.Хорн (Horn, 1971) моделирует пространственное расположение фотосинтетического аппарата. В двух последних моделях объектами являлись древесные растения.

В шестидесятые годы стала развиваться т.н. теория аттрагирующих центров (Wareing, Patrick, 1975; Мокроносов, 1978, 1983). По этой теории фотосинтез определяется потребностями к ассимилятам, причем одним возможным механизмом такой регуляции является ингибирование фотосинтеза ассимилятами. Известно много опытов, где показано существование отрицательной корреляции между фотосинтезом и концентрацией ассимилятов (Neales, Incoll, 1968; Milford, Pearman, 1975; Azcón-Bieto, 1983), но конкретные пути реализации такой связи пока не ясны и в моделях роста растений учитывается обратная связь фонда ассимилятов с фотосинтезом лишь в отдельных случаях (И.Бихеле и др., 1980).

В литературе можно найти самые разные модели фотосинтеза деревьев. Одни предназначены только или преимущественно для описания фотосинтеза (Botkin, 1969; Matsuda, Baumgartner, 1975; Hozumi et al., 1972), другие являются блоками больших динамических моделей роста деревьев (Ågren, Axelsson, 1980; Dixon et al., 1976; Shugart et al., 1974; Sollins et al., 1976; Рачко, 1978). В

простейших моделях фотосинтез принимают постоянным (Promnitz, 1975), или он является функцией лишь от времени (Ledig, 1969). В других случаях рассматривают зависимость фотосинтеза от нескольких внешних и внутренних факторов (напр. Lohammar et al., 1980). В большинстве моделях учтена световой зависимостью фотосинтеза, которая обычно имеет форму прямоугольной гиперболы. Но модели различаются по методам учета световых условий. В одних неоднородности светового поля внутри полога или кроны дерева вообще не учитываются (McMurtrie, Wolf, 1983; Ågren, Axelsson, 1980; Lohammar et al., 1980), в других учитывается вертикальная неоднородность радиации, причем распределение интенсивности радиации вычисляется по уравнению Монси и Сазки (Matsuda, Baumgartner, 1975; Hozumi et al., 1972; Рачко, 1978; Бугровский и др., 1982). Горизонтальная вариабельность светового поля учитывается редко, хотя подробные методы расчета неоднородностей светового поля в сообществе, так и в кроне одного дерева разработаны (Нильсон, 1977; Каневский, Росс, 1982; Oker-Blom, Kellomäki, 1982; Koppel, Oja, 1984). Лишь в моделях Р.МакМуртри (McMurtrie, 1981a) и П.Хари и соавт. (Hari et al., 1985) рассматривается взаимозатенение крон разных деревьев. Из других внешних факторов чаще учитывают температурную зависимость фотосинтеза (Botkin, 1969; Ågren, Axelsson, 1980; Lohammar et al., 1980; Hari et al., 1985; Рачко, 1978 и др.). Влияние водного режима через устьичную регуляцию фотосинтеза включено лишь в некоторые большие модели роста деревьев (Dixon et al., 1978; Ågren, Axelsson, 1980; Lohammar et al., 1980). Иногда в моделях водный режим влияет прямо на фотосинтез через эмпирические связи (Sollins et al., 1976; Рачко, 1978). Хотя в некоторых моделях рассматривается и зависимость фотосинтеза от концентрации CO_2 (Matsuda, Baumgartner, 1975; Lohammar et al., 1980; Рачко, 1978), по существу в естественных условиях леса этот фактор мало влияет на фотосинтез, так как из-за хорошего турбулентного переноса и относительно малых интенсивностей фотосинтеза разницы в концентрациях CO_2 в пологе небольшие (Jarvis, 1981a).

Фотосинтетический аппарат деревьев обладает большой пространственной изменчивостью. Во-первых, форма световой кривой зависит от доминирующих световых условий, и во-вторых, у хвойных пород свойства фотосинтетического аппарата изменяются с возраст-

том. Лишь в некоторых моделях древостоя или дерева учтены адаптации к световым условиям по слоям полога (Matsuda, Baumgartner, 1975; Hozumi et al., 1972; Бугровский и др., 1982), а по возрасту хвоя разделяется обычно не более чем на две группы — хвоя текущего года и остальная, лишь в единичных моделях возрастных групп хвои больше (Ågren, Axelsson, 1980; Lohammar et al., 1980). В моделях, которые предназначены для описания сезонного хода роста деревьев, надо учитывать и сезонные изменения фотосинтеза. Обычно фотосинтез в таком случае описывается как функция от времени, принимая во внимание конкретные механизмы, обуславливающие сезонные изменения фотосинтеза (Shugart et al., 1974; Sollins et al., 1976; Ågren, Axelsson, 1980; Hari et al., 1985).

Блоки фотосинтеза в тех моделях роста древесных растений, которые предназначены для описания суточных или сезонных ходов интенсивности фотосинтеза, обычно не отличаются от соответствующих блоков моделей травянистых растений. Это естественно, так как в кратковременном масштабе факторы, определяющие фотосинтетическую деятельность, являются одинаковыми для обоих случаев. При создании же моделей роста деревьев, предназначенных для описания роста в долгосрочном масштабе (десятки лет или весь жизненный цикл дерева) акценты при учёте факторов, влияющих на фотосинтез, должны быть иными. В таких моделях большинство факторов внешней среды можно принимать постоянными, а главное внимание надо уделить внутренней регуляции фотосинтеза, особенно той, которая связана с размерами деревьев. К сожалению сведений о таких механизмах пока мало. Таких экспериментальных работ, в которых изучались возрастные изменения фотосинтеза, крайне мало (Żelewski et al., 1981; Kull, Koppel, 1987; Малкина, 1982; Цельникер, 1983; Катрушенко, 1985) и результаты в некоторой степени противоречивы.

3.2. Транспорт и распределение ассимилятов

Процесс распределения ассимилятов является необходимым элементом описания растения как многоорганной системы. Эта проблема для древесных растений обсуждалась уже с начала века (Sinnott, 1918). Но в связи с тем, что механизмы транспорта и распределения ассимилятов до последнего времени были очень дискуссионными, они оказываются слабым звеном в математических моделях продукционного процесса (И.Бихеле и др., 1980). Поэтому в большинстве моделей в качестве функции роста отдельных органов используются лишь эмпирические кривые.

В то же время большинство исследователей к нынешнему времени пришло к выводу о правильности старой гипотезы Э.Мюнха (Münch, 1926, 1927, 1930), по которой движение по флоэме происходит в виде массового тока. Главным аргументом в пользу этой гипотезы стала переинтерпретация данных микроанатомии и вывод об открытости отверстий в ситовидных пластинках зрелых ситовидных элементов (Эззу, 1980; Crafts, Crisp, 1971; Milburn, 1975). Правда, споры по этому вопросу окончательно не закончены (Курсанов, 1976; Cannu, 1973; Spanner, 1978). С другой стороны, показано соответствие механизму Мюнха некоторых считавшихся ранее противоречащими этому механизму концепций, например сверхускоренной диффузии (Ross, Tyree, 1979).

Начиная с работы Л.Хорвица (Horwitz, 1958) имеется целый ряд работ, в которых развиваются или анализируются математические модели флоэмного транспорта. В них проанализированы механизмы, основанные на передвижении цитоплазматических тяжей (Cannu, Phillips, 1963), на перистальтике ситовидных элементов (Aikman, Anderson, 1971), на электроосмотической движущей силе (MacRobbie, 1971), на представлении о флоэме как хроматографической колонне (Miller, 1973, 1975). Но большинство моделей последних лет посвящено разным аспектам механизма Мюнха (Eschrich et al., 1972; Weatherley, 1973; Young et al., 1973; Christy, Ferrier, 1973; Anderson, 1974; Tyree et al., 1974; Tyree, Dainty, 1975; Ferrier et al., 1975; Goeschl et al., 1976; Christy, 1976; Weir, 1981).

В некоторых работах специально анализируются взаимоотношения

и альтернативность разных представлений (Canny, 1971; Passioura, 1976; Lang, 1978). Краткие обзоры части из названных работ приведены в статье А.А.Анисимова и др. (1976) и в монографии Дж.Торнли (1982).

Главной проблемой при моделировании транспорта ассимилятов в данное время является недостаток количественных данных о величине основных параметров флоэчного потока. Сюда относятся величины площади сечения и площади поверхности флоэмы в разных органах растения, объем флоэмы, сопротивление ситовидных элементов передвижению вещества, энергетические характеристики загрузки и разгрузки флоэмы.

В ряде работ приведены некоторые данные о скорости передвижения веществ по флоэме у деревьев (Zimmermann, 1964; Zimmermann, Brown, 1980), о величине тургора (у *Fraxinus* - Sovonick-Dunford et al., 1981) и осмотического давления (у *Salix* - Wright, Fisher, 1980) во флоэме, о градиенте осмотического давления по флоэме (Zimmermann, 1969) и о градиенте концентрации веществ между источником и потребителем (Milburn, 1974). Д.Ли (Lee, 1981) пишет о существовании флуктуаций давления внутри флоэмы. Электронно-микроскопические фотографии флоэмных клеток у *Picea abies* приведены в работе Ю.В.Гамалей (1973). Сделаны также вычисления скоростей движения и давления во флоэме с помощью формулы Пуазейля (Crafts, Crisp, 1971). Осмотическое давление во флоэме весьма велико и оно вызвано главным образом сахарозой (Zimmermann, Brown, 1980).

У двухдольных деревьев флоэма, образующаяся в течение года, зимует и функционирует ещё в начале следующего года (Zimmermann, 1964). У хвойных флоэмные клетки функционируют обычно в течение более длинного периода, например у *Abies concolor* не менее 1,5...2 лет (Wilson, 1963).

Существует целый ряд работ о химическом составе флоэмной жидкости (Zimmermann, Brown, 1980), например о содержании азота во флоэмном потоке (Pate, 1973; Mattson, 1980). Сравнительные данные о соотношении углерода и азота во флоэме и кислоте использовались для вычисления того, в каком соотношении их используют в обеспечении растущих органов (Pate, 1973, 1976).

Показано, что концентрацию ассимилятов в листе можно прямо связывать с транспортом (Christy, Swanson, 1976). Показано также

влияние величины потребителя и относительного расстояния органов друг от друга на передвижение ассимилятов (Cook, Evans, 1976). В связи с последним интересно отметить, что соотношения величин разных органов в ряде случаев связаны с фазами развития растения (Крекуле и др., 1984), что может дать возможность простого включения аспектов фенологического и онтогенетического развития в модели роста.

Из представления о механизме Мюнха следует, что одним из ключевых аспектов флоэмного транспорта является загрузка флоэмы, так как это является основным процессом, нуждающимся в энергетических затратах в дальнейшем передвижении ассимилятов. Однако, на этот аспект долго не обращалось достаточного внимания (Peel, 1970). В последнее время механизмы загрузки флоэмы рассмотрены в ряде публикаций (Geiger, 1979; Giaquinta, 1980; Туркина, 1985; Чиков, 1987). Трансмембранный транспорт веществ вблизи флоэмных клеток в листе детально изучен А.Л.Курсановым (1976, 1981). В транспорте ассимилятов из клеток мезофилла к ситовидным клеткам определенное значение имеет т.н. свободное пространство (Geiger, 1979; Каманина, Анисимов, 1977). Изучено влияние дефицита некоторых минеральных элементов на загрузку флоэмы (Hoeder et al., 1973; Doman, Geiger, 1979; Каманина, Анисимов, 1977). Показано, что коэффициент соотношения сахарозы во флоэме и вокруг нее составляет примерно 45 ... 55 (Туркина, 1985).

Первые данные о расходе энергии (в единицах дыхания) на загрузку флоэмы приведены в работе Л.Хоу и Дж.Торнли (Ho, Thornley, 1978). Косвенно эти затраты учтены уже и в работе Ф.Пеннинг де Фриза (Penning de Vries, 1975). Видимо разгрузка флоэмы в органах потребления также может быть связана с определенными энергетическими расходами, однако такие данные практически полностью отсутствуют. Зато Дж.Гёшл и соавт. (Goeschl et al., 1976) подчеркнули необходимость зависимости разгрузки флоэмы от концентрации субстрата. Возможно, что причиной разгрузки в точках расхода ассимилятов является ингибирование механизма загрузки, а например в молодых органах этот механизм просто не успел образоваться (Gifford, Evans, 1981).

Сделаны некоторые оценки величины сопротивления флоэмы дальнему транспорту (Crafts, Crisp, 1971; Тугее et al., 1974), однако эти данные требуют существенного уточнения.

Основные закономерности транспорта ассимилятов объясняются многими авторами (например Wareing, Patrick, 1975) концепцией источника-потребителя или принципом аттрагирующих центров (sink-source). По этой концепции ассимилянты движутся в первую очередь туда, где их наиболее интенсивно расходуют. А.Эрикссон (Ericsson, 1979) рассматривает этот вопрос специально у *Pinus sylvestris*. Он также анализирует разницы транспорта ассимилятов из листьев разного возраста (Ericsson, 1978).

Из описанного положения следует, что пока возможно лишь сильно упрощенное отражение флоэмого транспорта в моделях. Однако, так как показано, что транспортная система является весьма стабильной и не зависит особенно от условий среды (Wardlaw, 1976), то оправдано применение достаточно детального блока флоэмого транспорта даже в моделях длиннопериодного роста.

В существующих моделях роста растений распределение ассимилятов часто описывается — следуя модели Ю.Росса (1.23) — эмпирическими относительными функциями роста, показывающими, какая относительная доля продуктов фотосинтеза в каждый момент роста переходит в определенный орган. Такой подход использован и в ряде моделей роста деревьев (Promnitz, 1975; Weidemann, 1974; McMurtrie, Wolf, 1983; Честных, 1986). Однако, это требует использования большого количества эмпирических параметров для определения функций роста. На основе такого подхода трудно описать саморегуляцию процессов распределения ассимилятов. В некоторых моделях деревьев использовалось допущение о сохранении определенных аллометрических отношений между размерами деревьев (например Полетаев, 1966; Кофман, 1986), из которых наиболее интересным является положение о постоянстве соотношения площади пересечения функционирующей ксилемы и массы листвы выше данного уровня (Hari et al., 1985); близкое к последнему представлению положение развивалось уже в работах японских авторов в их "трубочной модели" формы растения (Shinozaki et al., 1964; Oohata, Shinozaki, 1979). Ссылки на экспериментальные работы, подтверждающие используемые в этих моделях предпосылки, см. в гл. 3.4. В модели П.Рачко (1978, 1979) использовался для описания распределения ассимилятов экстремальный принцип, по которому ассимилянты распределяются между органами так, чтобы обеспечить максимальный прирост целого растения в следующий промежуток

времени. В ряде моделей для описания распределения прироста между органами использовался принцип лимитирующих факторов Либиха (Полетаев, 1973; Кудрина, 1973, 1974; к ним можно отнести модель Оя, 1985). В некоторых моделях приросты принимались пропорциональными соотношению масс органов (Бугровский и др., 1982), иногда с учетом (в более детальных моделях) влияния водного потенциала на рост разных органов (Ågren, Axelsson, 1980). Если в модели рассматривается уже несколько фондов ассимилятов, то возникает естественная возможность описать передвижение ассимилятов между фондами пропорционально разнице величин фондов. Такой подход использован Дж.Торнли (Thornley, 1976) и следуя ему в ряде других моделей растений (И.Бихеле и др., 1980; Сиротенко, 1981), в том числе в моделях деревьев (Dixon et al., 1978). Дж.Торнли (1982) отождествляет подобное описание транспорта ассимилятов с механизмом массового потока Мюнха, однако следует иметь в виду, что суть механизма Мюнха - то, что движущей силой флоэмного тока является разность потенциалов давления в разных частях флоэмы, которая непосредственно связана с разницей компонентов потенциала воды в этих органах - там не отражается. В этом смысле первой моделью целого растения, в которой использовалось описание механизма Мюнха в связи с динамикой потенциала воды в разных органах растения, является модель РУУ (Куль, Куль, 1984). По всей вероятности в этой области в ближайшем будущем окажется возможным существенное усовершенствование моделей.

Одной теоретической проблемой, часто анализируемой в связи с распределением ассимилятов, является проблема соотношения и относительного роста надземных и подземных частей растения. Это является простейшим случаем (в том смысле, что система состоит лишь из двух органов) в проблеме распределения ассимилятов и поэтому в ряде работ рассматривается лишь этот случай (например Davidson, 1969; Troughton, 1977; Оя, 1985). Подробный анализ этой проблемы имеется в работе В.О.Казаряна (1969). Общие закономерности здесь достаточно простые: "Чем больше отношение показателей освещенности и минерального питания (относительный избыток света или относительный недостаток питания), тем большую часть биомассы образуют корни и генеративные части (цветы) и тем меньшую - листья и стебли. Листовая поверхность возрастает при относительном недостатке освещения (избытке питания), удельная поверх-

ностная плотность (УПП листьев) - при относительном избытке освещения. Поверхность корней, общая и рабочая (поглощающая) увеличивается при относительном недостатке питания (избытке освещения)" (Кашкарова и др., 1978, с.174).

Разные возможности и концепции о зависимости распределения ассимилятов рассмотрены в ряде работ (Paltridge, 1973; Cooper, Thornley, 1976; Thornley, 1977; Richards, 1978). Существуют некоторые модели специально для описания динамики соотношения подземной и надземной массы растения (Thornley, 1969, 1972; Reynolds, Thornley, 1982; Johnson, 1985), в том числе для деревьев (McMurtrie, Wolf, 1983). В некоторых работах построены и более общие модели распределения ассимилятов (Fick et al., 1973; Лысенко и др., 1982; Сытник и др., 1980).

Нельзя не отметить также роль эндогенных регуляторов роста (фитогормонов) в индукции роста и тем самым в управлении распределения ассимилятов. Например в работах Д.Ричардса и Р.Ройве (Richards, Rowa, 1977) приведены результаты опытов изучения соотношения надземной и подземной массы у проростков *Prunus persica*, из которых следует, что функциональное соотношение сохраняется благодаря регулирующей роли цитокинина, синтезируемого в кончиках корней. Однако, как ни странно, оказывается, что их результаты можно интерпретировать исходя из простых предположений о связи роста, транспирации и фотосинтеза, если учитывать соотношение размеров растущих органов (меристем) и механизм транспорта ассимилятов Минха. Но для подобных расчетов нужны модели типа представляемой нами модели RUU. Качественные объяснения получаются также и без специальных модельных расчетов, например на основе представления о конкуренции между органами за ассимилянты (Chalmers, Wilson, 1978). Например, ингибирующее влияние гибберелина на рост корней в большей части объясняется через ускорение роста стеблей, которые употребляют больше ассимилятов и последние тогда просто не достигают корней (Garcia-Luis, Guardiola, 1978). Индукция роста новых фитомеров в некоторых новых моделях (Сиротенко, Абашина, 1985; Кан, 1984) хорошо объясняется лишь определенным изменением концентрации ассимилятов. Таким образом, можно предполагать, что фитогормонная регуляция по меньшей мере в ряде случаев происходит параллельно субстратной регуляции, что видимо и позволяет объяснить явления,

в которых фитогормоны явно участвуют, с помощью более простых механизмов регуляции концентрацией ассимилятов или внешних условий роста. С другой стороны, конечно, требуется и постепенное развитие моделирования процессов непосредственно фитогормонной регуляции, что и делалось в первую очередь в работах Дж.Торнли (Thornley, 1976), однако в этом направлении сделаны пока лишь самые первые шаги.

3.3. Дыхание

К началу 1950-тых годов биохимиками были выяснены основные пути утилизации ассимилятов в процессе дыхания растений. Однако количественные соотношения и в особенности энергетика дыхания остались еще неясными. Так, например, считалось, что у нерастущих органов вся освобождающаяся в процессе дыхания энергия бесполезно превращается в теплоту (Джеймс, 1956). В связи с выяснением центральной роли АТФ в передаче энергии стало возможным изучение количественных аспектов дыхания (Beevers, 1961). Опираясь на данные о химическом составе растений и о энергетических потребностях синтеза этих соединений Ф.Пеннинг де Фриз вычислил теоретический расход субстрата, который надо превращать в процессе дыхания для обеспечения роста (Penning de Vries, 1972, 1975; Penning de Vries et al., 1974). Таким же способом он вычислил и теоретические расходы на поддержание структур и функций растения (Penning de Vries, 1975a). Так как результаты теоретических расчетов довольно хорошо согласовались с данными непосредственных измерений дыхания, он сделал вывод, что предположение, сделанное при этих расчетах о максимальной энергетической эффективности дыхания ($P/O=3$) реализуется и в действительности, т.е. от освобождающейся в процессе дыхания энергии используется в процессах роста и дыхания максимально возможное количество.

По настоящим представлениям главными интермедиарными путями утилизации ассимилятов в процессе дыхания являются пентозофосфатный путь и гликолиз с циклом Кребса и электронно-транспортной цепью (Beevers, 1970, 1974; Семихатова, Заленский, 1982). В пентозофосфатной пути синтезируется ряд интермедиатов, от которых начинаются важные пути синтеза, и также продуцируется восстановитель, но не образуется макроэргической связи типа АТФ. АТФ образуется главным образом в гликолизе и при передаче освобожденных в цикле Кребса электронов через дыхательную цепь к кислороду. Именно таким способом получается максимальное количество полезной энергии (38 молей АТФ в расчете на 1 моль глюкозы). Но известно, что существует и другой путь передачи электронов (так называемое цианорезистентное дыхание), при которой образуется меньшее

количество макроэргических связей, т.е. отношение Р/О будет менее трех (Гордон, 1976). В последнее время появились работы, где показано, что цианорезистентное дыхание может составлять заметную долю от общего дыхания (Azcon-Bieto et al., 1983; Lambers et al., 1983). Но следует заметить, что проведение экспериментов с цианидом на уровне тканей или листа связано с использованием высоких концентраций яда. Поэтому к результатам таких опытов надо относиться с осторожностью (Семихатова, 1969).

Развитие исследований количественных аспектов дыхания за последние 30 лет несомненно связано с использованием в изучении продукционного процесса растений методов математического моделирования. В первых экофизиологических моделях роста растений главное внимание было обращено на световые условия и фотосинтез, а дыхание совсем не рассматривалось, или же принималось пропорциональным площади поверхности листа (Monsi, Saeki, 1953; Davidson, Philip, 1958; Росс, 1964). По таким моделям с ростом листовой поверхности суммарный фотосинтез увеличивается и приближается асимптотически к постоянной величине, в то время как дыхание увеличивается линейно. Такое положение вело к представлению о существовании оптимальной листовой поверхности (LAI). Но экспериментальные исследования не всегда подтверждали это (McCree, Troughton, 1966; Tanaka, 1972; Yoshida, 1972). Такая несогласованность между теорией и экспериментом привела к подробному изучению взаимокорреляций, во-первых между фотосинтезом и ростом, а во-вторых между фотосинтезом и дыханием. От первого направления возникла теория аттрагирующих центров (Warren-Wilson, 1972; Wareing, Patrick, 1975; Мокроносков, 1978, 1983), основой которой является предположение, что управляющая роль в системе фотосинтез-рост принадлежит росту. Тем самым должна существовать обратная связь между фотосинтезом и ростом. По результатам многочисленных экспериментов можно сказать, что такая связь несомненно существует, но количественные аспекты такой регуляции пока почти не исследованы. Другой альтернативой к теории оптимальной LAI стали результаты детального изучения взаимосвязей между фотосинтезом и дыханием. Такие эксперименты показали, что с ростом площади поверхности листа дыхание не растет пропорционально, а частично скоррелировано с фотосинтезом (Ludwig et al., 1965; McCree, Troughton, 1966a; Robson, 1973). На основе своих экспери-

ментов К.Макри предложил уравнение, которое связывает между собой фотосинтез, дыхание и массу растения (McCree, 1970). В своей модели роста растения Дж.Торнли интерпретировал члены уравнения К.Макри как дыхание роста и дыхание поддержания (Thornley, 1970). Надо сказать, что и раньше существовали модели роста растений, в которых дыхание было скоррелировано либо фотосинтезом (de Wit, 1959; Tooming, 1967), либо ростом (Monsi, 1968; de Wit et al., 1970), но во-первых, эти модели не были проверены в экспериментах, и во-вторых, не было методики для экспериментального разделения компонентов дыхания. Именно по этим признакам отличалась модель К.Макри от других. После появления работы К.Макри определение коэффициентов дыхания роста и дыхания поддержания занимало центральное место в работах по изучению дыхания растений (Kallis, Kull, 1977). Появились и новые методы для разделения дыхания на компоненты. С точки зрения моделирования модель К.Макри является принципиально дискретным. Временной шаг модели определяется временем утилизации ассимилятов в процессах роста. Поэтому в последующие модели был включен фонд ассимилятов (de Wit et al., 1970; Moldeu, Karolin, 1977). В таких моделях фонд ассимилятов является промежуточным буфером между фотосинтезом и ростом.

Как показал анализ литературных данных, коэффициенты дыхания поддержания, определенные разными методами и у разных растений, а также у одного вида в разных условиях или разных органов растения, могут отличаться друг от друга до ста раз, причем такие различия невозможно объяснить только с разным содержанием белка в тканях или разной температурой в эксперименте (Ниловская, Смирнов, 1984). Как показали уже К.Макри и А.Тротон (McCree, Troughton, 1966) в опыте с адаптацией, когда растения выращивались при разных интенсивностях радиации, дыхание являлось прямо пропорциональным фотосинтезу, т.е. при экстраполяции линии зависимости дыхания от фотосинтеза она пересекает точку начала координат. Полагая, что и в этом случае существует дыхание поддержания, из данного результата следует, что при таких условиях дыхание поддержания является тоже функцией фотосинтеза. Такой характер зависимости между фотосинтезом и дыханием отмечают и другие авторы (Tooming, 1984; Чмора, Слободская, 1985). Это может быть обусловлено разными скоростями круговорота (ресинтеза

или обновления) белков (Penning de Vries, 1975; Hole, Barnes, 1980) и/или влиянием фонда ассимилятов на дыхание (Beevers, 1970; Cunningham, Syvertsen, 1977; Penning de Vries et al., 1979; Azcon-Bieto, Osmond, 1983). Основываясь на биохимическое представление о том, что дыхание является процессом, который сопровождается одинаковым образом как синтез новых структур, так и ресинтез, Дж.Торнли предложил новую модель роста растения, в которой вся масса разделена на три компартмента: фонд ассимилятов, деградирующие структуры и недеградирующие структуры (Thornley, 1977). По этой модели дыхание зависит только от скорости синтеза структурных веществ (или от концентрации ассимилятов). Хотя внешний образ этой модели сильно отличается от предыдущих моделей, показано, что модель К.Макри является частным случаем этой модели при условии постоянной концентрации ассимилятов (Barnes, Hole, 1978). В поздней работе на материале *Trifolium repens* К.Макри (McCree, 1982) показал соответствие модели Дж.Торнли к экспериментальным данным. Последние соответствуют и представлению о зависимости дыхания поддержания, а тем самым и ресинтеза белков, от концентрации ассимилятов.

Следует заметить, что за основу разделения компонентов дыхания иногда используется уравнение К.Макри

$$R = aP + bW, \quad (3.3.1)$$

где R - дыхание, P - фотосинтез и W - масса растения, а часто и другое уравнение:

$$R = r_g \frac{dW}{dt} + r_m W, \quad (3.3.2)$$

где r_g - коэффициент дыхания роста и r_m - коэффициент дыхания поддержания. Учитывая, что $dW/dt = P - R$, получаем формулы для перехода от одних коэффициентов к другим:

$$r_g = a/(1-a), \quad (3.3.3)$$

$$r_m = b/(1-a). \quad (3.3.4)$$

Коэффициент эффективности роста Y_g определяется как

$$Y_g = (dW/dt)/(dW/dt + R_g), \quad (3.3.5)$$

где R_g - дыхание роста. Учитывая (3.3.2) и (3.3.3), получаем

$$Y_g = 1/(1+r_g) = 1-a. \quad (3.3.6)$$

На рис. 3.1 приведены основные использованные в литературе схемы о взаимосвязях фотосинтеза, роста и дыхания. На схемах рис. 3.2 более ясно выделены разные представления о зависимости компонентов дыхания от фотосинтеза, структурной массы растения и фонда ассимилятов, тем самым иллюстрируя развитие модельных представлений о взаимосвязи этих процессов.

При постановке экспериментов экспериментаторы опираются на существующие представления о процессах и зависимостях в исследуемой системе. После опубликования работы К.Макри (McCree, 1970) появилось множество работ касающиеся двухкомпонентного дыхания. Связь интенсивности дыхания с конкретными условиями среды и смысл полученных коэффициентов в разных работах иногда различаются. Опубликовано несколько обзоров об этих методах и использованных коэффициентов (Семихатова, 1982; Ниловская, Смирнов, 1984; Головкин, 1985; Lambers et al., 1983). С улучшением методики изучения физиологических процессов стало возможным изучать подробнее связи дыхания с отдельными процессами, которые при более общем подходе являются компонентами процессов роста или поддержания. Так например Л.Хоу и Дж.Торнли (Ho, Thornley, 1978) измеряли дыхательные затраты на транспорт ассимилятов из листа у *Lycopersicum*, и Д.Чарлс-Эдвардс в блоке дыхания модели

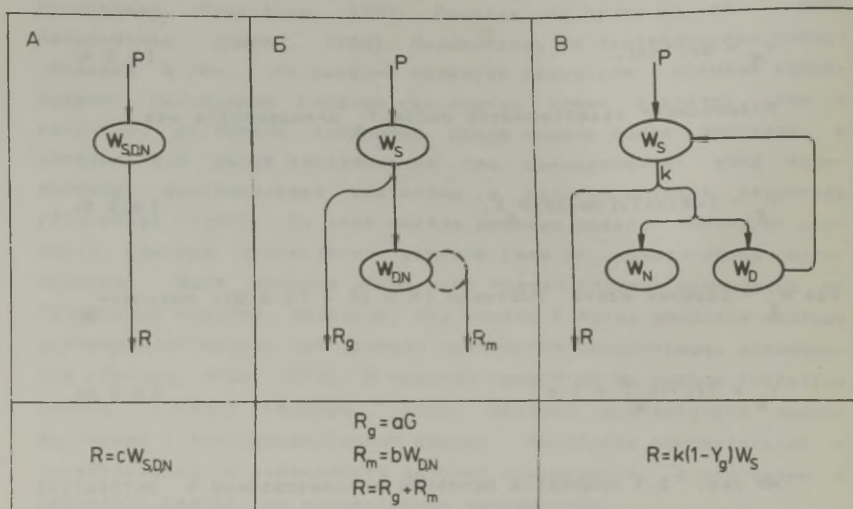
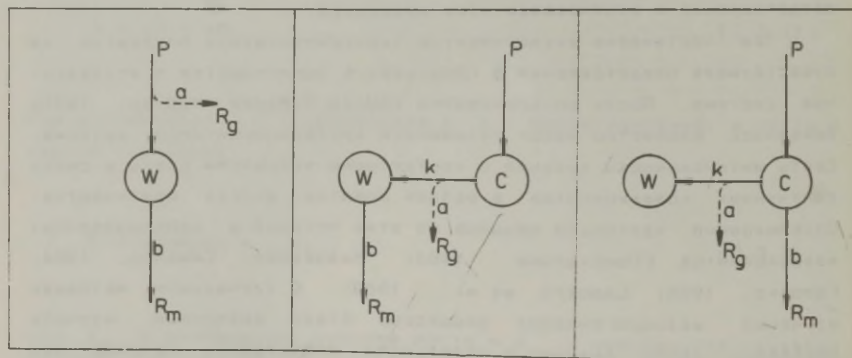


Рис.3.1.



$$R_m = bW$$

$$R_g = aP$$

$$dW/dt = (1 - a)P - bW$$

$$R_m = bW$$

$$R_g = akC$$

$$dW/dt = (1 - a)P - bW$$

$$R_m = bC$$

$$R_g = akC$$

$$dW/dt = \frac{(1 - a)k}{k + b} P$$

Рис.3.2.

Объяснения к рисункам

Рис.3.1. Основные представления о связи фотосинтеза, дыхания и роста, использованные в существующих моделях: А - классическая, Б - по Х.Молдау (Moldau, Karolin, 1977); В - по Дж.Торнли (1982). Р - фотосинтез; A - дыхание; A_g - дыхание роста; A_m - дыхание поддержания; W - масса растения, в составе которой отдельно обозначены индексами: S - фонд ассимилятов, D - деградирующая и N - недеградирующая структурная масса; G - скорость роста; a - коэффициент дыхания роста; b - коэффициент дыхания поддержания; c - коэффициент дыхания; k - коэффициент скорости роста; Y_g - коэффициент эффективности роста.

Рис.3.2. Основные типы представлений о связи фотосинтеза, дыхания и роста в связи с основными типами функции дыхания поддержания. А - без рассмотрения фонда ассимилятов, дыхание поддержания пропорционально массе растения; Б - с фондом ассимилятов, дыхание поддержания пропорционально массе растения; В - с фондом ассимилятов, дыхание поддержания пропорционально фонду ассимилятов. С - масса фонда ассимилятов; остальные обозначения как на рис. 3.1.

роста листа выделил компонент, связанный с транспортом (Charles-Edwards, 1979). Дыхательные затраты на загрузки флоры учтены и в нашей модели роста дерева (Куль, Куль, 1984). По измерениям компонентов дыхания отдельно для надземной и подземной части выяснилось, что эффективность дыхания подземных органов меньше (Hansen, Jensen, 1977). Одной причиной этого явления являются затраты на активное поглощение ионов из почвы. Б.Вези (Veep, 1980) измерял дыхательные затраты на поглощение азота корнями Zea mays. С другой стороны, Х.Ламберс и соавт. (Lambers et al., 1983) считают, что меньшая эффективность корней связана также относительно большей долей цианорезистентного дыхания. С повышением точности измерения стало возможным изучение переходных процессов в дыхательном газообмене растений. Так Х.Молдау и др. (1980), изучая в условиях начинающегося водного дефицита, выделяют адаптационный компонент дыхания. Появились также модели, которые описывают изменение темнового дыхания листа во время фотосинтеза и после включения света (Быков, 1985; Мурей, Величков, 1983; Kull et al., 1985). Но в блоки дыхания моделей роста целых растений такие подробности пока не вошли.

Из факторов среды, влияющих на дыхание, самой главной является температура. Температурная зависимость интенсивности дыхания имеет двухфазный характер (Джеймс, 1956). В диапазоне нормальных естественных температур (0 ... 35°C) интенсивность дыхания увеличивается по закону Вант-Гоффа, увеличиваясь примерно на 1,5...3 раза с повышением температуры на 10 K (Секихатова, 1968). При дальнейшем повышении температуры дыхание значительно уменьшается. Коэффициент дыхания поддержания, который имеет размерность скорости, изменяется примерно таким же образом (McCree, 1974; Penning de Vries et al., 1974; Ryle et al., 1976; Куперман, Хитрово, 1977). Коэффициент дыхания роста (и коэффициент эффективности роста), который является безразмерной величиной, почти не зависит от температуры (McCree, 1974; Penning de Vries et al., 1974; Ryle et al., 1976). Это объясняется тем, что эта величина пропорциональна соотношению интенсивности дыхания и относительной скорости роста, которые при естественных температурах имеют одинаковые температурные зависимости; с другой стороны, это объясняется существованием причинной связи между дыханием роста и ростом. От других факторов внешней среды дыхание непосредственно

почти не зависит.

Можно сказать, что поступление знаний о дыхательных процессах травянистых растений идет параллельно с развитием моделирования роста этих растений. Знания о физиологических зависимостях дыхания рано или поздно отражаются в моделях. Анализируя блоки дыхания в существующих моделях роста деревьев этого сказать нельзя. Здесь может быть несколько причин (в том числе слабое развитие экофизиологического моделирования роста деревьев), но главной, по нашему мнению, является то, что комплексных экспериментальных работ, в которых изучалось дыхание у целого дерева, крайне мало. Измерить общее дыхание одновременно у целого большого дерева пока невозможно, и поэтому картина о дыхании дерева получается сложенной из дыханий некоторых отдельных частей. Далее будем кратко рассмотреть, что известно о динамике дыхания у деревьев, в основном на примере хвойных.

Изучая дыхание стволов Н.Иоганссон уже в 1933 году указал на связь между ростом и газообменом ствола и ветвей (Johansson, 1933). Количественно определили дыхательные расходы на рост ствола В.Ф. и Г.А.Забуга (1985) и И.С.Малкина и соавт. (1985). Можно назвать множество работ, в которых указывалась на высокую интенсивность CO_2 -обмена у растущих органов деревьев, однако количественное определение коэффициента дыхания роста у деревьев проводилось лишь в отдельных работах. Так Ф.Ледиг и соавт. определили коэффициенты уравнения К.Макри для сеянцев *Pinus rigida* (Ledig et al., 1976), а Р.Заниавски определил коэффициенты эффективности роста для подземной и надземной частей сеянцев *Pinus sylvestris* (Szanlowski, 1961). С помощью расчетного метода определены теоретические значения дыхания роста побегов для *Pinus taeda* (Chung, Barnes, 1977).

Как известно, транспорт ассимилятов у растений является в основном активным процессом, требующим энергию, т.е. дыхательных затрат (Курсанов, 1976; Семихатова, 1980). При разделении компонентов дыхания у травянистых растений затраты на транспорт ассимилятов (главным образом это затраты на загрузки флоэмы) обычно войдут в ростовой компонент (Penning de Vries, 1975). У однолетних травянистых растений фотосинтез и рост происходят практически одновременно, так как транслوكация и утилизация ассимилятов происходят быстро. У деревьев же фотосинтез и рост

разобщены значительно друг от друга, как в пространственном, так и во временном плане. Учитывая также обстоятельство, что дыхательные затраты на транспорт ассимилятов могут быть значительными (Ho, Thornley, 1978), то видимо целесообразно у деревьев рассматривать этот компонент дыхания отдельно. Нам известна лишь одна работа относительно древесных растений, где количественно определялись затраты на транспорт ассимилятов (Малкина и др., 1985).

Общеизвестным является факт, что у затененных листьев дыхание значительно уменьшается (Clark, 1961; Larcher, 1969; Kusumoto, 1977; Leverenz, Jarvis, 1979). Это приведет к некоторой компенсации в углеродном балансе у листьев, фотосинтез которых относительно низкий. Такая частичная компенсация наблюдается и у разновозрастной хвои (Żelawski et al., 1981). В работах по изучению сезонных изменений интенсивности дыхания как у фотосинтезирующих, так и у нефотосинтезирующих частей деревьев наблюдается уменьшение дыхательной способности (дополнительно к температурному эффекту) во время неблагоприятного для фотосинтеза сезона года (Bourdeau, 1959; Pisek, Winkler, 1958; Ninomiya, Hozumi, 1981; Tranquillini, 1979; Eidmann, 1943; Woodwell, Botkin, 1970). Таким образом, зимой дыхание уменьшается больше, чем вытекает из кратковременной температурной зависимости дыхания. Данные о возрастных изменениях дыхания у деревьев в литературе очень немногочисленны. Часто в этом вопросе ссылаются на работу К. Мёллера и соавт. (Möller et al., 1954), в которой показано, что с возрастом дерева активность дыхания его частей уменьшается, но из-за увеличения относительной доли нефотосинтезирующей массы в общей биомассе и уменьшения фотосинтетической активности листьев доля ассимилятов, которая утилизируется в процессе дыхания, немного увеличивается.

В приведенном анализе работ мы рассмотрели главным образом те факты изменения дыхания, которые связаны с изменением фотосинтетической деятельности. Так как рост равен разнице фотосинтеза и дыхания, то учет взаимной корреляции между дыханием и фотосинтезом имеет стратегическое значение при моделировании роста растений. Неправильный учет такой связи может привести к неправильным выводам. В качестве одного такого негативного примера можно привести выше упомянутую теорию оптимальной LAI.

В экофизиологических моделях роста деревьев, которые нам известны, лишь в четырех рассматривается в блоке дыхания отдельно и дыхание роста (Shugart et al., 1974; Ågren, Axelsson, 1980; Hari et al., 1985; Рачко, 1978). Все эти модели являются большими динамическими моделями, которые предназначены для описания кратковременной динамики жизнедеятельности дерева. Из моделей длиннопериодного роста деревьев компоненты дыхания разделяются лишь в модели PUU (Куль, Куль, 1984). В моделях Р.МакМуртри (McMurtrie, 1981; McMurtrie, Wolf, 1983) не приведено уравнения общего дыхания, но в расчетах роста учитывается коэффициентом эффективности роста. Уменьшение дыхания листьев внутри полога учитывается лишь в модели японских ученых (Hozumi et al., 1972), где дыхание связывается с интенсивностью радиации внутри полога. Во всех остальных известных нам моделях деревьев дыхание принимают пропорциональным поверхности или массе частей дерева. Это значительно снизит качество результатов модельных расчетов, особенно если рассматривается весь большой период роста дерева.

В заключение можно сказать, что сравнение накопленных экспериментальных данных о дыхательном процессе растений с описаниями дыхания в соответствующих блоках существующих моделей роста растений, и в частности деревьев, приведет нас к выводу, что с большой вероятностью именно этот блок в моделях подвергается к существенным перестройкам в ближайшем будущем.

3.4. Водный обмен

Существует много данных о том, что состояние воды в растениях, в первую очередь величина потенциала воды (ψ), имеет большое влияние на рост тканей растения. Кроме того, восходящий ток воды является важным носителем минеральных элементов из почвы в органы, где происходит рост. В-третьих, состояние воды в листьях влияет (в первую очередь через открытость устьиц) на интенсивность фотосинтеза. В-четвертых, трудности обеспечения дерева водой могут быть основной причиной, определяющей как онтогенетическое торможение роста, так и границы географического и высотного распределения деревьев. Например, короткий и холодный период роста на больших широтах, а также около верхней границы хвойного леса, не позволяет хвое полностью завершить развитие; наблюдается уменьшение толщины кутикулы и в связи с этим — увеличение зимней и весенней транспирации, ведущее к обезвоживанию хвои, ее пожелтению и гибели (Baig, Tranquillini, 1976; Tranquillini, 1979). Пристепная граница леса связана с летними засухами и с уступанием проростков деревьев в конкуренции со злаковыми, которые способны быстро вегетативно обновляться после засухи (Ральтер, 1975). Границы распространения тропических дождевых лесов связаны также в первую очередь с количеством осадков. Далее, важно заметить, что самые высокие деревья на Земле — *Sequoia sempervirens* и *Sequoiadendron giganteum* растут в особых водных условиях — в дождевом лесу умеренного пояса (на западном побережье Северной Америки), где дневной дефицит влаги в воздухе из-за невысоких температур является меньшим, чем даже в тропическом дождевом лесу. Антропогенные воздействия на рост деревьев в ряде случаев также влияют через изменение условий водного обмена. Поэтому в модель роста дерева должны быть включены основные показатели водного обмена.

Уже Х. Диксоном (Dixon, 1914) представлена физическая теория транспирации и восходящего потока воды в растениях. Развивающий градиент потенциала воды ($\text{grad } \psi$) на пути воды от почвы до атмосферы рассматривался как сила, передвигающая воду на разные уровни кроны.

Хотя обеспеченность водой тканей растения может быть охарактеризована разными величинами, наиболее универсальной и лучше всего интерпретируемой величиной представляется общий потенциал воды ψ (Слейчер, 1970; Richter, 1973). Проблемы водного обмена и движения влаги в системе почва-растение-атмосфера к нынешнему времени хорошо изучены (Lange, Lösch, 1979; Slavik, 1974; Судницын, 1979; Зялалов, 1984; Люттге, Хигинботам, 1984). Построен ряд моделей, в которых специальное внимание обращалось на математическое описание процессов обмена воды (Нерпин, Чудновский, 1975; З.Бихеле и др., 1980; Сиротенко, 1981). Хорошая модель транспорта воды в целом растении разработана Э.Фискусом с соавт. (Fiscus et al., 1983). Специально рассматривалось в моделях также влияние дефицита воды на рост и другие физиологические процессы (van Keulen, 1975; Молдау, 1973, 1974, 1975, 1984; И.Бихеле и др., 1980). Специально разработаны модели транспирации листа (Penning de Vries, 1972) и движения воды через растительные ткани (Hill, Lee, 1982).

Измерение транспирации целого большого дерева представляет большие трудности, обычно при этом в большей или меньшей мере используют экстраполяцию данных транспирации небольших частей кроны, полученных в краткосрочных опытах, что может привести к немалым ошибкам. Поэтому для оценки суммы транспирации в течение длинных периодов времени можно пользоваться данными водного баланса определенной площади леса, для чего требуются значения величины суммы осадков, эвапорации почвы (плюс травянистой растительности) и оттока. При этом важно отметить, что над лесными массивами величина осадков в среднем на 10% превышает осадки над окружающими территориями без лесной растительности. Этот эффект объясняется обычно большей шероховатостью поверхности леса (Федоров, 1977; Щербань, 1985).

Рядом исследователей проводились измерения транспирации листьев деревьев — например у *Abies concolor* (Stark, 1969), у *Quercus robur* (Čermak et al., 1982), у *Pinus sylvestris* (Andersson, 1980), у *Picea abies* (Конпель, 1981) и др. Обзор данных транспирации для *Picea abies* в сравнении с другими видами деревьев представлен в монографии Х.Шмит-Фогта (Schmidt-Vogt, 1977). Изучена также интенсивность транспирации в разных частях кроны и показано, что верхние части кроны транспирируют в расчете

на единицу площади листа меньше, чем листья средней части кроны (Huber, 1931; Levitt, 1972; Pisek, Winkler, 1959). Это имеет важное значение также для распределения фотосинтетической продуктивности в пределах кроны (см. гл. 5.2).

Непрерывная регистрация испарения воды с поверхности листьев связана с многими методическими трудностями, поэтому в надежде нахождения более удобного метода для измерения транспирационного потока воды разрабатывались устройства для регистрации скорости движения пасоки в стволе. Динамика скорости движения пасоки измерялась например у *Picea abies* (Ittner, 1968) и у *Pinus sylvestris* (Тихов, 1974). Однако следует отметить, что пока не существует хороших методов для получения абсолютных величин скорости суммарного потока пасоки на определенном уровне ствола.

Неоднократно определялись значения потенциала воды вдоль ствола дерева (Heine, 1971; Hellkvist et al., 1974; Richter, 1973) и градиент давления в стволе (Tyree et al., 1983). Показано, что содержание влаги у *Pinus radiata* в высшей части ствола значительно выше, чем в нижней (Cown, McConchie, 1980). Листья, находящиеся в более высоком ярусе, также лучше обеспечены проводящими элементами — обстоятельство, отмеченное уже законом Заленского (Чернов, 1963).

Существует ряд экспериментальных данных о постоянстве соотношения между массой листвы и площадью пересечения водопроводящей части (заболони) ствола у ряда видов деревьев (Grier, Waring, 1974; Lassoie, 1979; Kaufmann, Troendle, 1981). Постоянство этого соотношения использовалось в качестве основной предпосылки и в некоторых моделях деревьев (Shinozaki et al., 1964; Hari et al., 1985). Таким образом, с увеличением размера дерева площадь пересечения проводящей системы для воды в расчете на единицу массы листвы не изменяется. Существует также определенный механизм частичной компенсации увеличения длины проводящей системы: показано, что средняя длина трахеидов у *Pinus radiata* с возрастом увеличивается от 2 до 5 мм (Cown, McConchie, 1980).

Отмечено, что суммарная транспирация хорошо коррелирует с приростом растений (Lieth, 1976; Бейдман, 1983). В работе Ф.Эйдманна и Х.Швенке приведены значения коэффициента транспирации для некоторых видов деревьев, который показывает, какое количество воды (в граммах) в оптимальных условиях увлажнения

должно быть транспирировано деревом для прироста 1 грамма сухого веса. Это значение для *Picea abies* составляет 241, для *Pinus sylvestris* 311 (Eidmann, Schwenke, 1967). В работе Р.Аркли (Arkley, 1963) приведены также формулы, позволяющие учитывать зависимость коэффициента транспирации от условий транспирации (влажности воздуха) и от плодородия почвы. Корреляция оказывается более высокой, если вместо транспирации использовать отношение транспирации к эвапорации от открытой поверхности воды (van Keulen, 1975).

Проблема взаимосвязи массы корней и транспирации дерева исследована в работе Дж.Кёстлера и соавт. (Köstler et al., 1968). Д.Маггс (Maggs; 1964) показывал зависимость роста ветвей от длины пути транспорта воды. Д.Чалмерс и И.Уилсон (Chalmers, Wilson, 1978) изучили влияние транспирации на рост плодов у *Persica vulgaris*. В случае конкуренции за ассимиляты наблюдалось повышенное потребление воды. Появляющаяся транспирация плодов, требующая более интенсивного транспорта воды, может ингибировать рост ствола (либо из-за недостаточного потенциала воды для удлинения растущих клеток (Hsiao, 1973), либо из-за влияния непосредственно на транспорт ассимилятов благодаря измененным потенциалам воды), и тем самым остается больше ассимилятов для роста плодов. Таким образом, возможен механизм, согласно которому плоды, транспирируя, тем самым влияют на их лучшее снабжение ассимилятами.

Наиболее высокие сопротивления на пути воды сквозь растения находятся в корнях и в листьях. В корнях основное сопротивление создается на мембранах клеток Каспари. Из-за непроницаемых для воды поясков Каспари вода, движущаяся по апопласту, перед тем как войти в проводящие клетки, должна войти в симпласт. В связи с осмотической природой прохода через симпласт поток воды там отчасти регулируется уровнем растворенных веществ, т.е. условиями минерального питания (Fiscus et al., 1980).

Показано, что у ряда видов хвойных вокруг проводящего пучка листа также находится слой клеток, напоминающий эндодермис корней. Радиальные стенки этих клеток суберизованы, образуя систему, похожую на систему Каспари. Есть указания на то, что эта система имеет функцию уменьшения транспирации (Napp-Zinn, 1966; Эзау, 1980). Таким образом, этот слой клеток вокруг проводящего пучка может иметь большое значение для сопротивления движению

воды. На это косвенно указывает также круговая форма сечения проводящих пучков независимо от формы хвоинки в хвое *Picea*. Детальная анатомия хвои *Picea abies* с анализом проблем транспирации приведена уже в работе Х.Марко (Marco, 1939). Количественное исследование водных условий в тканях *Pinus sylvestris* проведено в работах Э.Маттсон-Дёс (Mattsson-Döös, 1984). Как показывают наши анатомические исследования, интерцеллюляры внутри хвоинки достигают поверхности проводящего пучка. Таким образом, хвоинки *Picea abies* снабжены двойной системой сопротивлений движению воды: пассивной вокруг проводящего пучка и активной в качестве устьиц. Учитывая еще то, что устьица хвойных относительно малочувствительны к изменениям внешних условий, можно заключить, что такая дополнительная преграда вокруг проводящих пучков позволяет разделять водные условия в мезофилле листы от водных условий древесной части дерева, обеспечивая тем самым нормальные условия роста ствола и ветвей даже при кратковременном дефиците воды в листьях.

В 1978 году в Уппсале (Швеция) проводилось совещание, на котором был организован практический эксперимент сравнения на IBM 9 моделей микрометеорологии и гидрологии леса, представленных участниками совещания (Comparison ..., 1979). Из представленных там моделей следует выделить модель энергообмена и круговорота воды CANOPY для древостоя *Pinus sylvestris* (Halldin et al., 1979) и модель для сравнения водного режима леса и луга Х.Итема (Item, 1979). Х.Келлером (Keller, 1979) представлены результаты сравнения 6 из этих моделей (CANOPY, ETFOREST, HEJMDAL, SIMST/12, SOIL, WATREG) в отношении вычисления эвапотранспирации и ее компонентов. Для описания водного режима и энергообмена древостоя *Pinus sylvestris* построена также модель ENERGY (Halldin et al., 1980). В моделях FAST для газообмена *Pinus sylvestris* также детально описывается транспирация (Lohammar et al., 1980). С.Руннинг с соавт. развивал модель потока воды для хвойного дерева (Running et al., 1975, 1983; Waring, Running, 1976). Ряд проблем, возникающих при моделировании водного обмена деревьев, рассмотрены П.Джависом (Jarvis, 1981). Модель транспирации RM-SWU (Kaufmann, 1984) для субальпийских лесов использовалась для вычисления транспирации четырех видов деревьев, однако эта модель использует во многом эмпирические функции. Из более ранних

моделей для водного обмена древостоя следует упомянуть модель PROSPER (Swift et al., 1975).

Таким образом, существует целый ряд моделей водного обмена деревьев или древостоя. В то же время в большинстве моделей роста деревьев транспирация не учитывается (Ledig, 1969; Botkin et al., 1972; Promnitz, 1975; Matsuda, Baumgartner, 1975; Sollins et al., 1976; Рачко, 1978; Бугровский и др., 1982; Фрей, 1985; Гильманов, Честных, 1985). В модели П.Хари и соавт. (Hari et al., 1985) транспирация и потенциалы воды также непосредственно не учитываются, однако преобразование формы дерева вычисляется на основе предпосылки о постоянстве соотношения площади пересечения проводящей ксилемы и массы листвы выше данного уровня, а эта предпосылка обосновывается с помощью закономерностей транспирационного тока. В модели Р.Борхерта (Borchert, 1973) поглощение воды принимается пропорциональным длине корней, а транспирация пропорциональной площади листьев (с учетом влияния водного дефицита). Для модели CERES (Dixon et al., 1978) параметры водного обмена вычисляются с помощью другой модели, PROSPER. В модели РТ (Ågren, Axelsson, 1980) транспирация описывается детально, учитывается также влияние потенциала воды на рост. В модели Р.МакМуртри (McMurtrie, 1981) вычисляются потенциалы воды и учитывается их влияние на фотосинтетическую продукцию, а в модели PUU (Куль, Куль 1984) — также и на рост листьев.

Заключая, можно сказать, что блок транспирации относительно хорошо разработан, однако пока этот блок недостаточно хорошо соединен с описанием процесса роста. Учитывая существенное значение водного обмена на рост деревьев, следует ожидать важных работ в этом направлении.

3.5. Обмен азота и минеральных элементов

В структурной биомассе растений содержится кроме элементов С, Н и О целый ряд биогенов, относительное содержание которых невелико (обычно ниже 1-2%), однако так как клетки не могут без них функционировать, то их дефицит может также лимитировать рост растения. Среди этих элементов в природных условиях наиболее часто является лимитирующим азот, поэтому сконцентрируем наше внимание на нем.

Азот поглощается корнями или микоризой из почвенного раствора у деревьев в основном в виде нитрата или аммония. Их соотношение пока до конца не выяснено (Крамер, Козловский, 1983). На пути передвижения от почвы к ксилеме корней эти соединения должны в пояске Каспари преодолеть клеточные мембраны, на которых и происходит основная регуляция скорости ассимиляции азота. Преодоление этого барьера требует расхода энергии (Lambers et al., 1983; Veen, 1980). Поэтому интенсивность потока азота в растение зависит не только от его концентрации в почвенном растворе (от скорости минерализации в почве) и интенсивности потока воды в растение, а также от осмотического потенциала и энергетического состояния корней. Последнее связано с уровнем углеродных ассимилятов в корнях.

Поглощенные нитраты восстанавливаются и азот включается в основном в состав аминокислот. У деревьев этот процесс происходит в большей части в корнях, в листьях происходит лишь перераспределение азота между аминокислотами и синтез некоторых новых аминокислот (Zimmermann, Brown, 1980). Восстановление нитратов требует относительно много энергии, что вероятно прибавляет дополнительный компонент к дыханию корней деревьев.

Азот находится в растениях в основном в составе белков и хлорофилла. В отличие от углеводных структурных веществ эти вещества постоянно ресинтезируются, а продукты их активного разложения используются снова в синтезе. Дыхание поддержания растений главным образом связано именно с обеспечением подобного круговорота белков.

Главным выходом азота из растения является опад, однако

содержание азота в нём ниже чем в живых органах, так как перед смертью органа часть азота передвигается в молодые живые ткани.

Первые формулы для количественного описания минерального питания принадлежат уже школе Ю.Либиха (Ф.Блэкман, А.Митчерлих, Б.Бауле и др. - см. гл. 1.2, а также Browne, 1942). Математическая модель диффузии ионов в корни растений была составлена Д.Боулдином (Bouldin, 1961). В работе Дж.Пассиура (Passioura, 1963) добавлен к этому анализ в случае течения массы, а также рассматривается конкуренция между корневыми волосками. В работе Р.Андерссена с соавт. (Anderssen et al., 1969) анализируется поглощение ионов в случае более сложной морфологии корней. К нынешнему времени разработан уже целый ряд моделей корневого питания. Хорошая модель почвенного блока с учетом азота, фосфора и калия разработана О.Смитом (Smith, 1976). Одной из наиболее полных в этой области является работа П.Ная и П.Тинкера (1980). Моделировалась также влияние минерального питания на рост растения и на рост корней (Nye et al., 1975; Claassen, Barber, 1976; Hillel, Talpaz, 1976; Brewster et al., 1976). В зависимости от масштаба рассматриваемых процессов модели минерального питания разделяются на микроскопические и макроскопические (Hillel et al., 1976). В составе моделей целого растения в первую очередь используются последние.

Минеральное питание сильно зависит от скорости минерализации органического вещества и других почвенных процессов и поэтому часто последние рассматриваются вместе с описанием корневого питания.

Существуют и некоторые работы специально по моделированию минерального питания деревьев (для *Pinus* - Bosatta, 1980; Bosatta et al., 1980; Ingestad et al., 1981).

Что касается экспериментальных данных для деревьев, то существует большое количество определений минерального состава разных органов в разных условиях почвы, в том числе и в случае удобрения. Влияние минерального питания на рост и потребность к минеральным элементам исследовано количественно у *Abies amabilis* (Meier et al., 1985), *Pinus taeda* (Pharis et al., 1964), *Pinus sylvestris* (Jensen, Pettersson, 1980; Рийспере, Рийспере, 1970), *Picea abies* и др. видов (Ingestad, 1959, 1962; Leyton, 1958; Судачкова, 1977, и др.). Например С.Келломаки (Kellomäki, 1978)

показал, что у хвойных деревьев азотные удобрения влияют на продукционный процесс в основном через увеличение листовой поверхности (и массы), влияние на фотосинтез и на дыхание имеют второстепенное значение.

Для понимания процессов на уровне целого дерева важно исследовать соотношения минерального питания с фондами азота и углеводов. Такая работа сделана например для ананаса (Nightingale, 1942, 1942a).

В динамических моделях роста деревьев азотный обмен пока рассматривался редко. В модели П.Рачко (1978) используется линейное лимитирование скорости роста биомассы тем элементом, который находится в относительном минимуме. В модели РТ (Ågren, Axelsson, 1980) впервые для моделей деревьев уровень азота рассматривается в качестве фазовой переменной. Поглощение азота в ней описывается линейно зависящим от его уровня в почве и с помощью функции с насыщением от массы мелких корней. При этом уровень азота влияет на рост листвы по сигмоидальной функции. Относительно простая модель Т.Ингестада и др. (Ingestad et al., 1981) разработана специально для исследования минерального питания хвойных. В ней вход азота зависит (по функции с насыщением) от биомассы хвои, а уровень азота в хвое влияет на рост по обратно-линейной функции от массы хвои. Минеральное питание деревьев и круговорот минеральных элементов в лесной экосистеме описывается также в модели FORCYTE (Kimmins, Scoullar, 1984).

Таким образом, азотный обмен, имеющий большое значение для продукционного процесса, пока недостаточно включен в математические модели продукционного процесса деревьев. Развитие этого блока лимитируется, на наш взгляд, с одной стороны, трудностями измерения почвенных показателей, и с другой стороны, малым числом теоретических работ о влиянии фонда азота на рост разных органов растения.

ГЛАВА 4. ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ТОРМОЖЕНИЕ РОСТА ДЕРЕВА

4.1. Баланс органического вещества целого дерева

Составление количественной картины баланса веществ целого растения дает возможность соединить разные блоки и отдельные процессы через их входы и выходы в одно целое. Кроме того, сравнение экспериментально полученных характеристик, описывающих баланс веществ целого дерева, с полученными в модельных расчетах, дает возможность рассматривать адекватность модели.

Количество накопленного в процессе роста органического вещества равняется разнице между веществами, ассимилированными в процессе фотосинтеза и корневого питания и затраченными в процессах дыхания, опадения частей, выделения веществ и поедания животными или разными паразитами. В случае молодого целого растения обычно главными составляющими баланса являются фотосинтез и дыхание. В виде такого баланса рассматривают рост в большинстве моделей роста растений. Такое представление о росте используется уже с начала этого века (Boysen-Jensen, 1932), на этом основан и широко используемый подход к пониманию роста как балансового явления, опираясь на уравнение роста Пюттера-Берталанффи (Bertalanffy, 1942). Одно из ранних уравнений баланса органического вещества растения представлено Л.А.Ивановым (1941):

$$M + m = P - R,$$

(4.1.1)

где M — прирост массы за определенный промежуток времени, m — опад, P — суммарный фотосинтез и R — суммарное дыхание всего растения за этот промежуток времени. В принципе такое же уравнение, но в дифференциальном виде, предложили Дж.Деивидсон и

Дж.Филип (Davidson, Philip, 1958). При моделировании долговременного роста дерева, главным критерием правдоподобности модели является точность описания хода роста дерева. Сложные динамические модели, в которых все потоки описываются более подробно, должны правильным образом отражать временные ходы всех членов баланса.

В случае деревьев лучше всего известны ходы роста стволов, которые измерялись лесоводами уже в течение более чем ста лет. Данные таких исследований отражены в лесоводственных таблицах хода роста деревьев. За последние сорок лет накопились и данные о весовых соотношениях разных частей (листья, ветви, ствол, корни) деревьев, однако обзорных работ о возрастных изменениях таких соотношений опубликовано немного (напр. Kira, Shidei, 1967; Alberktson, 1980; Oszlanyi, 1983; Палуметс, 1984). На рис. 4.1 приведены возрастные ходы относительного роста частей у *Picea abies* по Я.Палуметсу (1984). Типичным является, что доля листвы уменьшается с возрастом дерева, в то время как доля подземной части немного увеличивается. Менее всего изучен рост мелких корней. По данным нескольких исследователей, общая масса физиологически активных корней может изменяться в широких пределах, причем 50...90% от прироста подземной части дерева происходит за счет мелких корней, хотя последние образуют лишь 1...5% по весу от всей подземной части дерева (Cooper, 1983; Persson, 1983; Смирнов, 1971; Мананов, Никонов, 1981).

Специальных исследований по изучению изменений интенсивности фотосинтеза с возрастом дерева сделано немного. По наиболее распространенному мнению фотосинтетическая продуктивность с возрастом уменьшается (Möller et al., 1954; Lorchner, 1969). Более подробно этот вопрос изучен у *Quercus* (Цельникер, 1983), *Picea* (Катрушенко, 1985; Кулл, Коппел, 1985) и *Pinus* (Żelawski et al., 1981; Малкина, 1982). На рис. 4.2 приведены данные о *Quercus* и *Picea*. У деревьев *Quercus* интенсивность максимального фотосинтеза листа увеличивается до 40 лет, а потом уменьшается незначительно, у *Picea* же наблюдается максимальная интенсивность фотосинтеза у трехлетних сеянцев, а дальше фотосинтез уменьшается до три раз. Причины пока малоизвестны. В.Желавский и соавт. (Żelawski et al., 1981) связывают это с изменениями водного обмена в ходе изменения линейных размеров дерева.

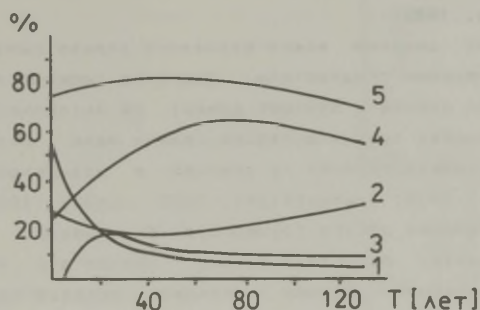


Рис.4.1. Возрастная динамика относительной массы разных органов дерева у *Picea abies* (по Палуметс, 1984). 1 - хвоя, 2 - корни, 3 - ветви, 4 - ствол, 5 - сумма надземной части.

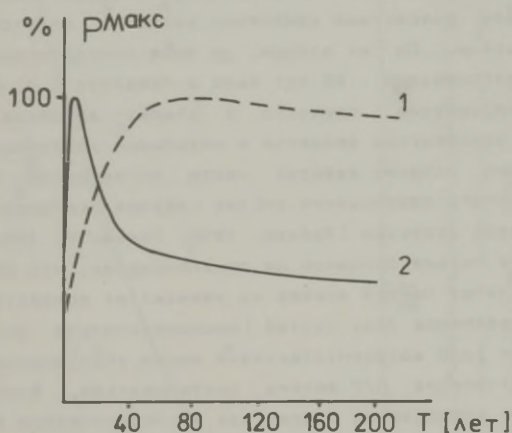


Рис.4.2. Возрастная динамика максимальной интенсивности фотосинтеза у *Quercus* (1; по Цельникер, 1983) и у *Picea abies* (2; по Катрушенко, 1985).

Заметим, что в принципе допустимо также нефотосинтетическая ассимиляция углерода, однако до сих пор нам неизвестны работы, в которых была бы оценена количественная роль этого пути. По всей вероятности, значение данного пути не является существенным (Basra, Malik, 1985).

Измерение дыхания всего взрослого дерева связано с некоторыми техническими трудностями. Особенно сложным является измерение дыхания корней и поэтому данных об интенсивности дыхания корней у больших лесных деревьев крайне мало. Более изученным является CO_2 -обмен корней у сеянцев в лабораторных условиях (Ledig et al., 1976; Tranquillini, 1979; Linder, 1979, 1981). Для получения значения общего годового дыхания целого дерева почти всегда используют расчетные методы, причем для учета дыхания отдельных фракций корней нередко пользуются оценочными величинами.

С точки зрения баланса особенно важным является знание возрастных изменений соотношения дыхания и фотосинтеза (R/P). В ранних исследованиях это соотношение часто принималось постоянным (Иванов, 1941; Barker, 1950). K. Мёллер и соавт. (Möller et al., 1954) изучали возрастные изменения нетто- и бруттопродукции у *Fagus silvatica*. По их данным, у этой породы отношение R/P в возрастном интервале 8...85 лет было в пределах 0.4...0.5, причем причиной уменьшения прироста у старых деревьев рядом с уменьшением фотосинтеза является и небольшое увеличение отношения R/P. В более поздних работах часто встречается мнение, что увеличение этого соотношения служит главной причиной уменьшения прироста старых деревьев (Лархер, 1978; Палуметс, 1984; Полетаев, 1966). Такое мнение основано на предположении, что интенсивность дыхания отдельных частей дерева не зависит от возраста дерева, а только от размеров этих частей (пропорциональна им). Так как относительная доля фотосинтезирующей массы уменьшается (см. рис. 4.1), то отношение R/P должно увеличиваться. Вычисленный на основе таких соображений возрастной ход соотношения R/P приведен на рис. 4.3. На рисунке 4.3 приведены и величины этого соотношения для разных древесных пород по литературным данным. Разные авторы используют разные методы расчета, что может обусловить и вариацию этих данных. Судя по рисунку 4.3, нет серьезных оснований предполагать существенного изменения соотношения R/P, во всяком

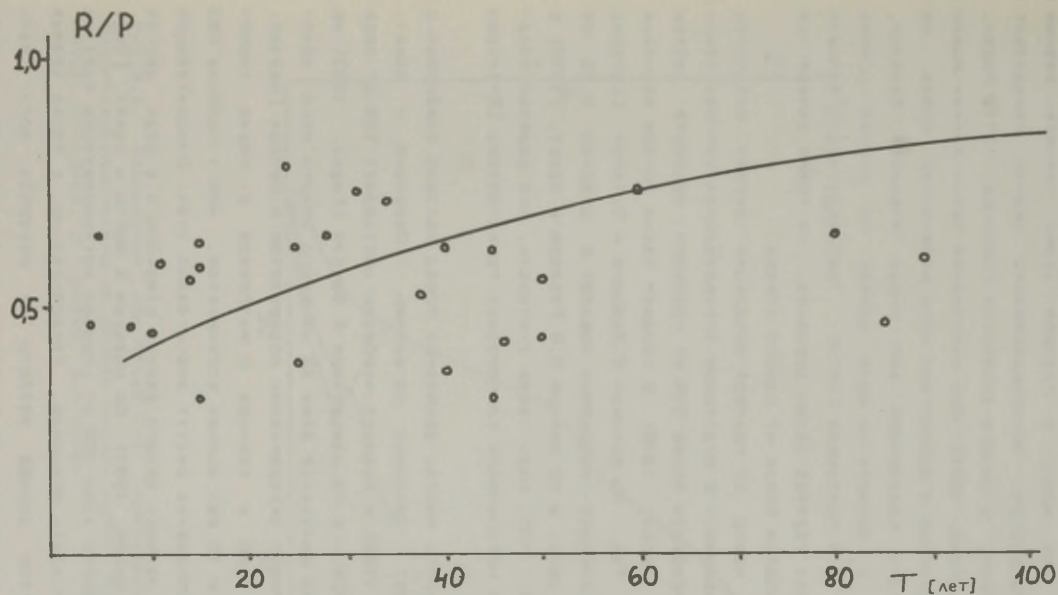


Рис.4.3. Изменение соотношения R/P с возрастом у хвойного дерева. Сплошная линия - вычисленный ход при допущении константности дыхания (по Палуметс, 1984); точки - экспериментальные данные (по работам: Kiro, 1975; Moller et al. 1954; Schulze et al., 1977; Yoda et al., 1965; Малкина и др., 1970; Фрей, Кулл, 1985).

случае в пределах первых ста лет жизни дерева.

Опад одного дерева образуется главным образом из опада хвои и мелких корней, иногда в определенной степени также плодов и ветвей. Первые два можно в годовой сумме принять равным соответствующим приростам. Экспериментально обычно определяют опад не одного дерева, а целого древостоя (Смирнов, 1971; Родин, Васильевич, 1965; Frey, 1981). При накоплении таких данных можно получить и представление о возрастном ходе количества опада. На рис. 4.4 приведен возрастной ход опада ельников Карелии, вычисленный нами в расчете на одно дерево на основе оценок Н.И.Казиминова и Р.М.Морозовой (1973). Так как в лесу большую долю опада образует падение целых деревьев, то такие данные не характеризуют полностью опада от одного дерева.

Определенная часть от годовой продукции дерева поедается консументами-насекомыми. В отдельных экстремальных случаях такие потери могут образовать более 30% от годового прироста листвы (Franklin, 1970; Rafee, 1970). В среднем такие потери все-таки гораздо меньше. Так, по оценкам С.Ларсона и О.Теноу (Larson, Tenow, 1980) в сосняке насекомые поедают в среднем 2.5% от годовой продукции хвои, а по данным М.В.Глазова и соавт. (1979) в ельнике примерно 4...10%. Надо также учитывать, что деревья обладают определенными механизмами компенсации таких потерь (Ericsson et al., 1980).

Жизнедеятельность многих древесных пород связана симбиозом с грибами (микоризой). Например по данным Т.Перссона и соавт. (Persson et al., 1980) в сосняке микориза составляет 10% от всей массы мелких корней, а по измерениям Р.Фогеля (Fogel, 1983) на сеянцах *Pseudotsuga menziesii* даже 8% от всего сухого веса молодых деревьев. Измеряя передвижение ассимилятов К.Нелсон (Nelson, 1964) заключает, что у сеянцев с микоризой в корни транспортируется почти в 10 раз больше ассимилятов, чем у сеянцев без микоризы, причем последние растут значительно хуже. Положительное влияние микоризы на рост целого дерева отмечено и в ряде других работах (Harley, Smith, 1983). По оценкам К.Фогта и соавт. (Vogt et al., 1982) у *Abies alba* 15% от годовой неттопродукции идет на рост и жизнедеятельность микоризы. Следовательно, с точки зрения баланса ассимилятов дерева затраты на микоризу могут быть значительными, но положительный эффект от их деятельности на рост

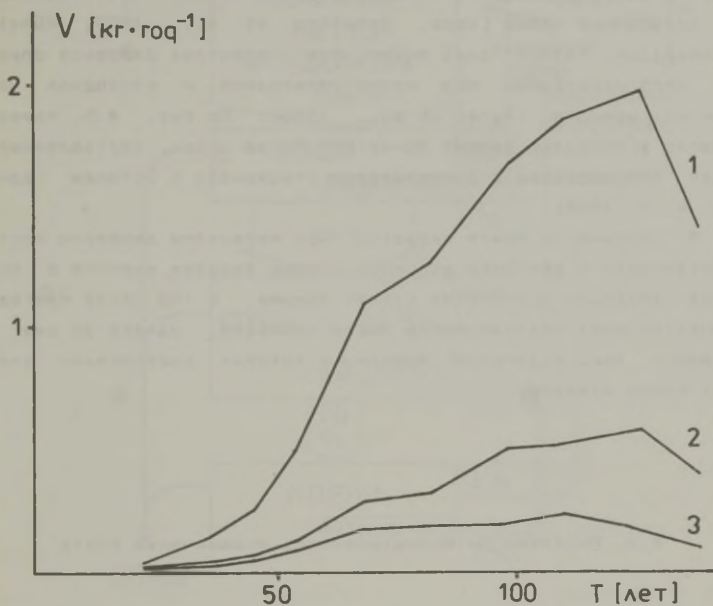


Рис.4.4. Возрастной ход опада (V), приходящая на одно дерево в ельниках (рассчитано на основе оценок работы Казимиров, Морозова, 1973). 1 - хвоя, 2 - корни, 3 - ветви.

дерева в конечном итоге превышает затраты ассимилятов на рост и поддержание микоризы. Однако к сожалению количественные аспекты данного явления пока малоизвестны и поэтому в моделях роста деревьев с микоризой обычно не учитывают.

Такие экспериментальные работы по определению углеродного баланса дерева, в которых измерялись приросты и CO_2 -обмен, в основном проведены на сеянцах (напр. Promnitz, 1975; Ledig et al., 1976; Drew, Ledig, 1981; Szaniawski, 1981; Малкина и др., 1970). У больших деревьев некоторые члены баланса часто вычисляют как остаточные члены (напр. Schultze et al., 1977; Künstle, Mitscherlich, 1978). Таких работ, где у взрослых деревьев определили непосредственно все члены приходной и расходной части баланса, немного (Ågren et al., 1980). На рис. 4.5 приведен годовой углеродный баланс 80-летней *Picea abies*, составленный на основе исследований в Вооремааском стационаре в Эстонии (данные Фрей, Кулл, 1985).

В заключение можем сказать, что механизмы динамики роста и представления о величине основных членов баланса веществ в онтогенезе деревьев постепенно станут ясными, в том числе благодаря количественному моделированию роста деревьев, однако до сих пор построены лишь отдельные модели, в которых современные знания более-менее отражены.

4.2. Проблема онтогенетического ограничения роста

Для того, чтобы удовлетворительно описать многолетний рост деревьев в экофизиологических моделях, следует каким-то образом описать торможение роста во второй половине онтогенеза, а также объяснить разные размеры одновозрастных или умирающих деревьев. Однако по этому поводу пишет В.Е.Заика (1982, с.41): "Любой дискретный элемент живой материи (индивид) имеет конечные размеры, процесс достижения которых именуется ростом. Размеры организмов закреплены генетически. В этом смысле вопрос о том, почему слон крупнее мухи, выходит за рамки

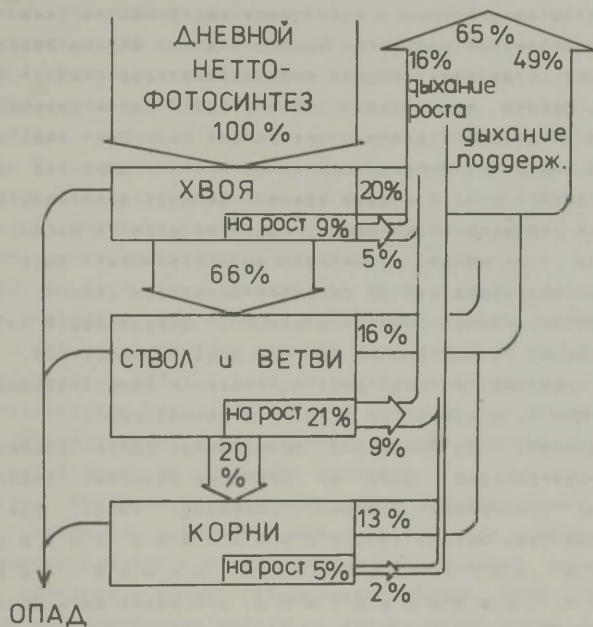


Рис.4.5. Баланс углерода у 80-летней *Picea abies*.

теории роста." Это выражение достаточно характерно для данной проблемы, так как во многих случаях, если имеется дело с проблемой онтогенетического прекращения роста, действительно ссылаются лишь на генетические причины. В ряде случаев это оправдано, а именно тогда, когда заканчивание роста определяется механизмами дифференциации, ведущими к прекращению деления клеток несмотря на хорошие условия ассимиляции и питания. Так, например, у большинства животных, однолетних растений, а также однолетних рамет многолетних растений. Близко к этому видимо решается вопрос в случае отдельных органов многолетних растений — междоузлия, листа. Однако как крона, так и ствол и корни дерева, а таким образом и дерево в целом, прекращают свой рост лишь в связи со смертью индивида. Период торможения роста у деревьев часто длится много десятилетий или даже веков. Сильная зависимость конечных размеров деревьев от внешних условий приводит к мысли, что здесь проблема торможения и прекращения роста может быть в большой степени объяснена уже на экофизиологическом уровне, не касаясь генетических причин более чем основу, определяющей потенциальную возможность осуществления физиологических процессов. То решение данной проблемы, которое дает построенная нами экофизиологическая модель RUU-1, обсуждается в гл. 7.5 данной книги.

Заметим, что проблема прекращения роста деревьев вообще слабо разработана. Одна из немногих обзорных работ по этой проблеме принадлежит П.Варингу (Wareing, 1970). Как утверждает ван Вален (van Valen, 1973), п р о б л е м а т о р м о ж е н и я роста организмов в целой биологии с л а б о р а з р а б о т а н а. Это может быть объяснено тем, что многие специалисты по росту организмов считают, что вопрос остается вне рамок самого процесса роста, а у генетиков вопросы генетики количественных признаков считаются одними из самых сложных.

Если на делящиеся клетки не воздействуют какие-нибудь ингибиторы или ограничивающие условия внутренней или внешней среды, то число клеток и соответственно размеры тканей увеличиваются с возрастающей скоростью, следуя экспоненциальной кривой. На этой основе писал Р.Уиттекер (1980, с.68) о популяции, что "нормальный рост ... ведет к ее нестабильности". То же самое в принципе правильно и для растущей популяции клеток, образующих организм. В

данном смысле можно сказать, что механизмы, ограничивающие рост, являются одновременно стабилизирующими механизмами биосистем. Это указывает на глубокое значение и фундаментальность проблемы ограничения роста для биологии, так как живые системы, всегда содержащие определенные самовоспроизводящиеся или мультипликативные субсистемы, могут быть стабилизированы лишь благодаря механизмам ограничения роста (Kull, Leht, 1984).

Изучением механизмов ограничения роста организмов с разных аспектов занимаются уже достаточно долго, однако результаты пока относительно скромные, часто проблему называют важной, но сложной (Майнот, 1913; Levi, 1925; Clark, 1960; Bonner, 1965; Rensch, 1972). Проблему усложняет еще то, что (по словам Р.Уиттекера, 1980, с.69) "не существует какого-либо одного механизма достижения и поддержания относительной устойчивости...". Перечислим теперь вкратце основные подходы, использованные в анализе проблемы ограничения и торможения роста у деревьев.

По одному из объяснений ограничение роста деревьев связано с критическими размерами, при которых из-за механических возможностей ствола и ветвей достаточно большое дерево просто переломится (McMahon, Kronauer, 1976). Хотя механической прочностью можно объяснить максимально возможные размеры деревьев, в большинстве случаев рост ограничивается при размерах, явно в несколько раз меньших чем рассчитанный по прочности максимум.

Существуют указания на возможную роль сопротивления водопроводящей системы или физических пределов поднятия водяной нити на большие высоты (до 100 и более метров) как фактора, ограничивающего рост деревьев в высоту (Zimmermann, Brown, 1980). Однако сравнительные количественные работы на разных видах деревьев пока не сделаны.

В.О.Казарян (1969) рассматривает в качестве причины торможения роста и старения деревьев онтогенетическое затухание корне-лиственной функциональной корреляции в связи с увеличением расстояния между листьями и корнями. Однако сравнительный количественный анализ на уровне экофизиологических процессов им не проведен.

Одной причиной сокращения годовых апикальных приростов рассматривается уменьшение и утрата апикального доминирования у старых деревьев, в связи с которым усиливается конкуренция ветвей

за необходимые ресурсы (Moorby, Wareing, 1963).

У однодольных деревьев рост видимо во многом лимитируется возможностями транспортной системы, так как из-за отсутствия вторичного роста ствол имеет постоянную толщину и мало ветвится (Tomlinson, 1964).

Некоторые исследователи (Tranquillini, 1979; Мина, Клевезаль, 1976) утверждают, что регуляция роста происходит главным образом через регуляцию длины периодов роста. Этот важный аспект, однако, следует рассматривать вместе с причинами, ведущими к укорочению периодов роста в ходе онтогенеза.

Без количественного анализа механизма, ряд исследователей укажут на онтогенетическое уменьшение относительной скорости роста (Żelawski, Sztencel, 1981). В некоторых случаях даже показано, что логарифм относительной скорости роста уменьшается линейно (Monselise et al., 1978).

На основе упрощенного дименсионального анализа баланса синтеза и расхода представлено объяснение ограничению роста деревьев И.А.Полетаевым (1966; Гильдерман, 1974а, с.368-371).

В общих рассуждениях о лимитирующих факторах размера часто ссылаются на изменение соотношения площади поверхности тела организма к его массе (Bertalanffy, 1960). Т.н. закон поверхности (Рубнера), объясняющий уменьшение удельного метаболизма при увеличении размеров, имеет целую серию интерпретаций, пять из которых приводит Л.Берталанффи (Bertalanffy, 1957).

Часто используемое объяснение ограничения роста связано с динамикой соотношения фотосинтеза и дыхания. Остановимся на этом более подробно, анализируя его на примере использования уравнения Пюттера-Берталанффи как простого балансового описания роста.

Наиболее распространенное представление о динамике роста организмов (в том числе о большинстве перечисленных в гл.2. моделях) так или иначе основывается на балансовом уравнении Пюттера-Берталанффи:

$$dW/dt = aW^m - bW^n, \quad (4.2.1)$$

где W - биомасса организма, a - параметр анаболизма (асси-

милляции), b — параметр катаболизма (диссимиляции), и в обычных случаях $m = 2/3$ и $n = 1$ (a , b , m , n считаются постоянными). Это означает, что ассимиляция (напр. фотосинтез) пропорциональна площади организма (при сохранении геометрического подобия в течение роста), а диссимиляция (дыхание) пропорциональна массе организма. Принципиальное допущение $m < n$ считается при этом основной причиной достижения состояния, когда рост прекращается ($dW/dt = 0$). Максимальной массой организма W_{\max} на основе (4.2.1) является величина

$$W_{\max} = (a/b)^{1/(n-m)}. \quad (4.2.2)$$

С другой стороны, уже давно ясно, что у многих организмов (большинство животных, однолетние растения, однолетние рамы многолетних растений) окончание роста определяется механизмами дифференциации, ведущими к прекращению деления клеток несмотря на хорошие условия ассимиляции и питания (напр. у однолетних растений конус роста дифференцируется на цветок). Следовательно, в таких случаях уравнение Пюттера-Берталанффи не действительно, так как не отражает правильно механизма уменьшения скорости роста.

В случае деревьев, как показано в некоторых экспериментальных работах (напр. *Żelawski et al.*, 1981) и вычислениях (McMurtrie, 1981; Куль, Куль, 1984) онтогенетическое торможение роста вероятно (хотя бы косвенно) причиняется изменениями в водном обмене, связанными с увеличением размеров дерева. Следовательно, в таком случае параметр a не является постоянным, его значение уменьшается в онтогенезе. Кроме того, дыхание дерева не пропорционально массе целого дерева, а пропорционально фотосинтезу ($\approx W^{2/3}$) или массе живых тканей, которая пропорциональна поверхности дерева ($\approx W^{2/3}$). Таким образом, здесь уравнение Пюттера-Берталанффи также не в силе (так как $m=n$), и получается новое уравнение

$$dW/dt = (a-b)W^{2/3}, \quad (4.2.3)$$

в котором a не является постоянным параметром, но уменьшается в течение онтогенеза. В гл. 4.1 было показано, что соотношение фотосинтеза и дыхания почти не изменяется в онтогенезе дерева, что объясняется корреляцией дыхания и фотосинтеза (т.к. интенсивность дыхания зависит от концентрации фонда ассимилятов). Тогда $b=ka$, и получаем $a-b=a(1-k)$. Если с уточнением зависимости параметра a от W снова получается уравнение, внешне похожее на уравнение (4.2.1), то это означает, что хотя форму кривой роста и можно иногда описать с уравнением типа (4.2.1), его смысл уже не соответствует классической интерпретации уравнения Питтера-Берта-ланффи.

Конечно, в определенной степени рост тормозится из-за конкуренции за ресурсы между другими деревьями, однако это не может быть главной причиной уменьшения скорости роста, учитывая, что отдельно растущее дерево на открытом месте также заканчивает свой рост.

Таким образом, в данном разделе мы приводили некоторые аргументы к обоснованию несостоятельности объяснения онтогенетического торможения роста на основе лишь балансовых представлений (примером которых является классическая интерпретация уравнения Питтера-Берта-ланффи). Тем самым остается открытой весьма важная (как с общебиологической, так и с продукционно-биологической точки зрения) проблема о механизмах регуляции конечных размеров организмов. Пока почти отсутствуют работы, в которых на основе количественных видовых характеристик анализировались бы возможные экофизиологические механизмы ограничения и торможения роста деревьев.

ГЛАВА 5. ЭКОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ РОСТА ДЕРЕВА: PUU-1

В нашей статье (Куль, Куль, 1984) описывалась экофизиологическая модель роста дерева PUU. В данной главе будет детально описан более развитый вариант той модели – PUU-1. По основной структуре новая модель тождественна модели PUU.

Целью представляемой модели PUU-1 является описание динамики многолетнего роста вечнозеленого дерева (в течение 100 и более лет), основываясь при этом главным образом на физиологические представления о разных аспектах продукционного процесса.

Модель описывает в первую очередь медленные процессы, происходящие в дереве, т.е. процессы, изменяющиеся в ходе его онтогенеза с изменением размеров дерева. Таким образом, быстрые процессы (суточная динамика) разных процессов в ней не отражена, все параметры рассматриваются как средние за декаду или месяц. В качестве параметров внешней среды в данной модели имеются в виду суммарная радиация, длина светового периода, влажность воздуха, температура, потенциал воды почвы и концентрация азота в почвенном растворе. Более подробно это будет рассмотрено при описании уравнений соответствующих процессов, на которые данные параметры воздействуют. С другой стороны, данная модель допускает возможность при необходимости соединения ее со специальными моделями светового режима, метеорологических и почвенных процессов. Следует также отметить, что до сих пор моделирование метеорологических и почвенно-физических процессов, происходящих вокруг растения, развивалось лучше, чем моделирование самих растений. Недостаточное развитие моделирования собственно биологических процессов является в последнее время лимитирующим звеном математических моделей продукционного процесса, и именно этому аспекту посвящена данная модель.

Немаловажно отметить, что дерево как многолетнее растение с накапливающим (отлагающим) ростом является очень хорошим объектом описания ростовых процессов. Возможность использования средних значений параметров среды означает прибегания к стационарным

режимам работы блоков почвы, метеорологии и отчасти фотосинтеза. Такого рода исключение нестационарных режимов обосновывает крайнее упрощение структуры названных блоков без особого ущерба адекватности описания роста в модели целого растения. Существенное значение имеет также вечнозеленость нашего объекта. Это позволяет, во-первых, рассматривать флoзмный поток лишь в одну сторону, и во-вторых, при необходимости рассматривать рост и опад листьев как непрерывные процессы, что упрощает модель и необходимые вычисления.

Теперь подходим к описанию модели, приводя также необходимые обоснования используемых видов уравнений.

5.1. Разделение биомассы. Общая структура модели

Динамические модели биологических систем, как обычно, так и в случае нашей модели, содержат 5 типов величин.

1. Фазовые переменные – это величины, для отражения скорости изменения которых составляются основные дифференциальные уравнения. Фазовые переменные входят в уравнения как минимум в виде производных по времени. Следуя принятой методологии системного моделирования, фазовыми переменными описываются величины компарментов, между которыми происходят потоки веществ. Таким образом, число фазовых переменных в модели роста организма зависит в первую очередь от принимаемого расчленения биомассы организма на компартменты. Тем самым членение биомассы во многом определяет детальность и структуру всей модели.

Организм дерева физиологически делится на четыре составные части: листва, древесная часть, тонкие корни и плоды. Тонкие корни рассматриваются отдельно от толстых (древесных) корней из-за быстрого круговорота (т.е. малой длительности жизни) первых; Тонкие корни представляются как короткоживущие ассимилирующие органы на толстых корнях, аналогично листьям на ветвях. Четко разделяются еще надземная и подземная часть. Плоды (шишки) в данной модели не будут рассматриваться. Надземную древесную часть будем рассматривать в качестве одного компартмента, не разделяя ее на ветви и ствол. Таким образом, получаем 4 составляющих

структурной массы дерева: W_L - масса листвы, W_S - масса ствола и ветвей, W_A - масса толстых корней, W_R - масса тонких корней (все в кг сухого вещества). Кроме структурной массы рассматриваем 3 фонда подвижных углеродных ассимилятов: C_L - в листьях, C_S - в стволе и ветвях, C_R - в корнях (кг). Отдельно рассматриваем еще общий фонд подвижных азотных соединений N (кг). Тогда получаем, что

$$W = W_L + W_S + W_A + W_R + C_L + C_S + C_R + N, \quad (5.1.1)$$

где W - общая масса дерева (кг). Названные 8 величин будут использованы в качестве фазовых переменных. Кроме них фазовой переменной является в данной модели высота дерева - H (м). Это дает возможность перейти от массы к геометрии (форме) ствола независимым путем. Данный подход основан на представлении о разных механизмах регуляции активности апикальной меристемы и стволового камбия.

2. Промежуточные (или выходные или вторичные или производные) переменные, это те, которые в модели вычисляются на основе других величин. В данной модели такими являются например фотосинтез (P), транспирация (E), вход минерального азота (Q), величина флоэчного потока (F); дыхание разных частей (R), опад (V) и др. Промежуточными переменными являются также концентрации фондов (обозначаемые с помощью прямоугольных скобок, соответственно $[C_L]$, $[C_S]$, $[C_R]$, $[N]$).

3. Входные (или внешние или средовые) переменные характеризуют состояние среды. Их динамика определяется до вычислений и зависит от момента времени t . Такими в данной модели являются декадные суммы падающей радиации $I_S(t)$, относительная длина светового периода в декаде $t_P(t)$, дефицит насыщения водяного пара в воздухе $a(t)$ (кг.м⁻³), потенциал воды в почве $\psi_0(t)$ (бар), концентрация азота в почвенном растворе $N_0(t)$ (кг.кг⁻¹) и температура воздуха вокруг дерева $T_a(t)$ (°C). Величины входных переменных используются в данной модели как средние за декаду или месяц.

4. Параметры - это разные величины, характеризующие растение, значения которых считаются постоянными в ходе роста.

Многие значения параметров являются видоспецифичными, поэтому с их помощью идентифицируется таксон дерева. Обзор всех 43 параметров данной модели представлен в табл. 6.3. Следует заметить, что соединением некоторых параметров (например вместо k_e и $L_e = k_e L$) можно получить эквивалентную модель с меньшим числом параметров, однако этого не делалось в целях использования лучше известных, хорошо интерпретируемых и измеряемых параметров.

5. Время входит в уравнения данной модели через входные переменные и непосредственно как дифференциал. Временной шаг в модели выбран так, чтобы обеспечить достаточно точное интегрирование. Для отдельных переменных он различен - величины фондов вычисляются с шагом в несколько дней, основные компоненты модели - с шагом в одну декаду, геометрические величины - с шагом в один год. Основной единицей времени в данной модели принята декада (дек). Текущее время в декадах обозначаем через t , а время в целых годах - T , т.е.

$$T = \text{int}(t/36). \quad (5.1.2)$$

Продолжительность одного сезона роста принимаем равной числу декад, в которых средняя температура $T_a(t)$ превышает 0°C .

Исходим из простого балансового представления роста дерева:

$$dW/dt = P+Q-R-V. \quad (5.1.3)$$

Переменные этого генерального уравнения модели распадаются все на составные переменные. Например дыхание состоит из дыхания всех органов дерева:

$$R = R_L + R_S + R_A + R_R. \quad (5.1.4)$$

з опад из опада листьев (V_L) и опада тонких корней (V_R):

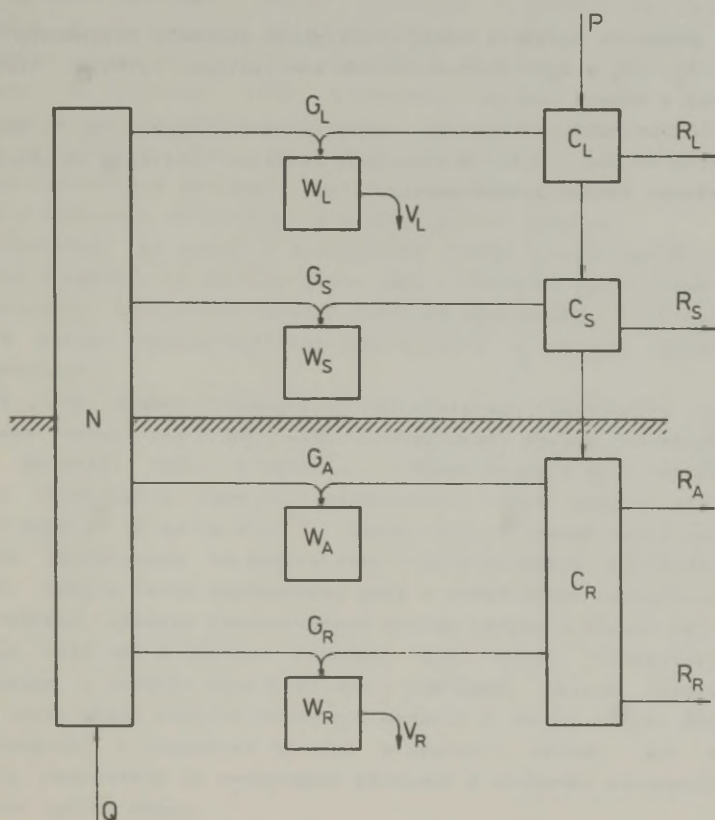


Рис.5.1. Схема структуры биомассы дерева и потоков вещества в модели RUU-1. Объяснение обозначений в тексте.

$$V = V_L + V_R$$

(S.1.5)

Скорость прироста новой структурной биомассы обозначаем как G_L , G_S , G_A и G_R , соответственно для листьев, ствола, толстых корней и тонких корней.

Схема потоков вещества, используемая в модели PUU-1, представлена на рис. 5.1. В следующих разделах переходим на описание отдельных блоков данной модели.



5.2. Фотосинтез

Фотосинтезирующие листья находятся в достаточно разных условиях в зависимости от их положения в кроне, а также от положения дерева в древостое. Поэтому в некоторых моделях (напр. Matsuda, Baumgartner, 1975; Бугровский и др., 1982) листва разделяется на горизонтальные ярусы. Однако во многих моделях этого не делается (напр. РТ, FAST). Существует ряд причин, совместно позволяющих описывать листву в качестве единого компартамента и вычислять фотосинтез на основе средних величин.

Например, по данным В.А.Алексеева (1975) средний фотосинтез у *Picea* в расчёте на единицу массы хвои в пределах одной кроны за определенный промежуток времени является постоянным. Это объясняется разным приспособлением хвои к свету в разных условиях освещенности.

У хвои нижних (теневых) ярусов удельная поверхность значительно больше чем у хвои верхних (световых) ярусов (Алексеев, 1975; Дж.Фрей, 1981). К примеру, у *Picea abies* в лесу удельная полная поверхность хвои (e_L) изменяется в кроне одного дерева сверху вниз от 10 до 18 м²кг⁻¹. Кроме того, в нижней части кроны хвоинки расположены на побеге реже и ориентированы более-менее плоско, побеги также расположены реже и более-менее горизонтально, поэтому уровень самозатенения внутри ветвей в нижних ярусах заметно ниже чем в верхних (Korrel, Oja, 1984). Концентрация хлорофилла у теневой хвои выше чем у световой. Важное значение имеет также более высокая влажность воздуха в нижних ярусах леса, что приводит к удлинению периода открытости устьиц. Все эти эффекты направлены на уменьшение различий в условиях фотосинтеза в разных частях кроны.

Для описания зависимости фотосинтеза от плотности радиации $I(t)$ (Вт.м⁻²) в работе П.Хари и соавт. (Hari et al., 1985) используется функция вида

$$f(I) = I(t) / (I(t) + k_I), \quad (5.2.1)$$

где k_I - плотность радиации, при которой значение фотосинтеза равно половине от максимального

Освещенность внутри полога уменьшается в зависимости от величины листового индекса L ($\text{м}^2 \cdot \text{м}^{-2}$) на основе закона Ламберта-Бера (Monsi, Saeki, 1953). Средняя освещенность единицы поверхности хвои $I(t)$ можно тогда получить из уравнения

$$I(t) = (I_0(t)/k_e L)(1 - \exp(-k_e L)), \quad (5.2.2)$$

где k_e - коэффициент экстинкции и $I_0(t)$ - плотность падающей радиации ($\text{Вт} \cdot \text{м}^{-2}$). Важно заметить, что по разным данным величина L в древостоях старше примерно 20 лет является более-менее постоянной, т.е. не имеет далее заметного возрастного хода (например Möller, 1945, 1947).

$I_0(t)$ ($\text{Вт} \cdot \text{м}^{-2}$) вычисляем как среднее для светового периода декады на основе декадной суммы радиации $I_s(t)$ ($\text{Дж} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{дек}^{-1}$) и относительной длины светового периода декады $t_p(t)$:

$$I_0(t) = 1.16 \cdot I_s(t) / t_p(t). \quad (5.2.3)$$

В работе Р.Варинга и С.Руннинга (Waring, Running, 1976) показано, что проводимость хвои для CO_2 линейно зависит от потенциала воды в побеге (рис. 5.2). Таким образом, можно считать, что

$$P \sim (1 + b_P \psi_L). \quad (5.2.4)$$

где b_P - чувствительность фотосинтеза к потенциалу воды (при этом $-1 < b_P \psi_L < 0$).

От температуры фотосинтез зависит относительно мало, и лишь немного подавлен при высоких и низких температурах. Например, на основе исследований у *Pinus sylvestris* получена эмпирическая зависимость (Hari et al., 1985), откуда видно, что фотосинтез

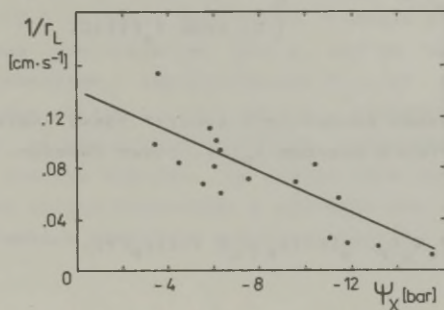


Рис.5.2. Проводимость листа к водяному пару в зависимости от потенциала воды побегов у *Pseudotsuga menziesii* (по Waring, Running, 1976).

начинается с -5°C , при 0°C имеет значение 0.43 и при 4°C уже 0.77 от максимального. От 11 до 24°C фотосинтез имеет температурное плато. Так как в наших численных экспериментах не приходится сталкиваться с более высокими температурами, и так как мы опускаем периоды с температурами ниже 0°C , то можем пользоваться очень простой функцией для описания температурной зависимости фотосинтеза $f_P(T_a)$:

$$f_P(T_a) = \begin{cases} 1, & \text{если } T_a(t) > 0, \\ 0, & \text{если } T_a(t) \leq 0. \end{cases} \quad (5.2.5)$$

При вычислении фотосинтеза следует также учитывать относительную длину светового периода $t_P(t)$. Таким образом, получаем

$$P = P_o W_L f_P(T_a) (1 + b_P \psi_L) f(I) t_P(t), \quad (5.2.6)$$

где P_o - удельный фотосинтез в оптимальных условиях.

5.3. Транспорт ассимилятов

В данной модели рассматривается транспорт ассимилятов между тремя фондами углеводных ассимилятов (рис. 5.3). Листовой фонд (C_L , кг) включает разные сахара, расположенные в клетках листьев. Фонд ассимилятов ствола (C_S) является суммой сахаров флоэмы, камбиальной зоны и всех других живых клеток ствола и ветвей. Фонд ассимилятов корней (C_R) включает подвижные углеводы в подземных тканях дерева. Фонды обмениваются друг с другом лишь через флоэмные потоки ассимилятов, соответственно F_L - от листьев к стволу и F_R - от фонда ствола к фонду корней, измеряемые в единицах массы сухого органического вещества передвигаемого по флоэме в промежутке единицы времени. По теории тока массы, движение ассимилятов во флоэме происходит в соответствии с потоком воды по флоэме, F . Выводим уравнение для вычисления F .

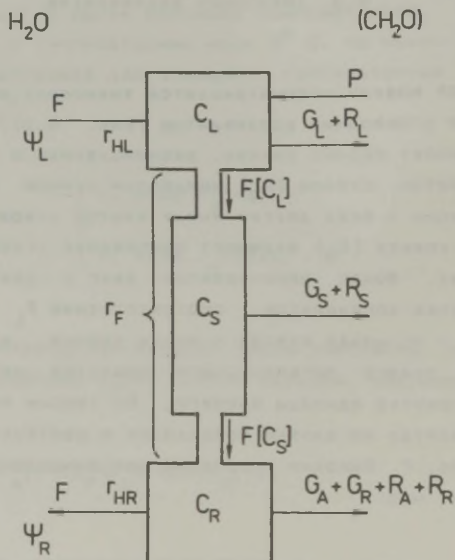
Очевидно, что

$$F = v w_F Y, \quad (5.3.1)$$

где w_F - количество воды во флоэме в расчёте на единицу площади ствола, Y - периметр ствола, v - средняя линейная скорость флоэмного тока; последняя пропорциональна среднему градиенту давления, имеющему гидростатическую и гравитационную составляющие:

$$v = k'_F ((P_{FL} - P_{FR})/H + \psi_g/H), \quad (5.3.2)$$

где k'_F - гидравлическая проводимость ситовидных клеток для флоэмного сока, P_{FL} и P_{FR} - гидростатическое давление в ситовидных клетках листьев и корней соответственно, ψ_g - гравита-



$$F = \frac{k_{FC}([C_L] - [C_R]) + \Psi_L - \Psi_R}{r_F + (r_{HL} + r_{HR})}$$

$$r_F = H/k_F w_F Y$$

$$(r_{HL} + r_{HR}) \ll r_F$$

Рис. 5.3. Схема блока транспорта ассимилятов. Объяснение обозначений в тексте.

ционный потенциал воды в листьях и H - высота дерева (как приближенное расстояние от листьев до корней). Чтобы исключить транспорт в зимнее время, считаем, что $k_F' = k_F f_P(T_a)$.

Главными составляющими потенциала воды во флоэме (ψ_{FL} , ψ_{FR}) являются гидростатическое давление (P_{FL} , P_{FR}) и осмотическое давление ($-\Pi_L$, $-\Pi_R$), в листьях деревьев также гравитационный потенциал (ψ_g):

$$\psi_{FL} = P_{FL} - \Pi_L + \psi_g, \quad (5.3.3)$$

$$\psi_{FR} = P_{FR} - \Pi_R.$$

Осмотическое давление весьма велико и оно образуется главным образом сахарозой (Zimmermann, Brown, 1971). Таким образом,

$$\Pi_L = k_{FC}[C_L], \quad (5.3.4)$$

$$\Pi_R = k_{FC}[C_R],$$

где k_{FC} равно осмотическому давлению флоэмного сока в случае единичной концентрации фонда. Здесь мы допускаем, что концентрация сахаров во флоэмном соку пропорциональна концентрации углеводов в соответствующем фонде. Ввиду недостаточности знаний о количественных соотношениях механизмов загрузки и разгрузки флоэмы, пока невозможно более точное описание данных аспектов в модели.

Из (5.3.1-5.3.4) получаем:

$$F = k_F w_F f_P(T_a) Y(k_{FC}([C_L] - [C_R]) + \psi_{FL} - \psi_{FR}) / H. \quad (5.3.5)$$

С другой стороны, плотность потока воды во флоэму или из нее зависит от разности потенциала воды во флоэме (ψ_{FL} , ψ_{FR}) и вне флоэмы (ψ_L , ψ_R) а также от гидравлической проводимости мембраны

ситовидных клеток k_v :

$$F/S_{FL} = k_v(\psi_L - \psi_{FL}), \quad (5.3.6)$$

$$F/S_{FR} = k_v(\psi_{FR} - \psi_R).$$

где S_{FL} и S_{FR} - площади поверхности флоэмы в листьях и в корнях. Учитывая, что удельные площади флоэмы k_{FL} и k_{FR} более-менее постоянны в ходе роста, можем пользоваться соотношениями

$$S_{FL} = k_{FL} W_L, \quad (5.3.7)$$

$$S_{FR} = k_{FR} W_R.$$

Теперь, из (5.3.6) и (5.3.7) получаем:

$$\psi_{FL} = \psi_L - F/(k_v k_{FL} W_L), \quad (5.3.8)$$

$$\psi_{FR} = \psi_R + F/(k_v k_{FR} W_R).$$

Вставляя (5.3.8) в (5.3.5), получаем:

$$F = (k_{FC}([C_L] - [C_R]) + \psi_L - \psi_R)/r_{FT} \quad (5.3.9)$$

где

$$r_{FT} = r_F + r_{HL} + r_{HR}, \quad (5.3.10)$$

$$r_F = H/(k_F w_F \gamma_F p(T_\theta)), \quad (5.3.10a)$$

$$r_{HL} = 1/(k_v k_{FL} W_L). \quad (5.3.106)$$

$$r_{HR} = 1/(k_v k_{FR} W_R). \quad (5.3.10в)$$

Данное уравнение (5.3.9) хорошо интерпретируется на языке закона Ома. Ведь здесь в числителе имеем выражение движущей силы, а в знаменателе сумму трех сопротивлений – сопротивления флоэзного пути (r_F), входа в него (r_{HL}) и выхода из него (r_{HR}). Как будет далее (гл. 6.2) показано, уравнение (5.3.10) можно для большинства случаев еще упростить – ввиду того, что сопротивления входа и выхода воды во флоэму и из нее в случае достаточно большого растения уже несутся в сравнении с сопротивлением транспорта вдоль флоэмы.

Из (5.3.9) видно, что F может принимать как положительные, так и отрицательные значения, что означает соответственно возможность нисходящего или восходящего тока. В зависимости от направления тока выражения для потока ассимилятов приобретают разный вид:

$$F_L = \begin{cases} [C_L]F, & \text{если } F \geq 0, \\ [C_S]F, & \text{если } F < 0, \end{cases} \quad (5.3.11)$$

$$F_R = \begin{cases} [C_S]F, & \text{если } F \geq 0, \\ [C_R]F, & \text{если } F < 0. \end{cases} \quad (5.3.12)$$

Изменение направления флоэзного транспорта имеет большое значение у летнезеленых деревьев. Однако у вечнозеленых деревьев направление транспорта ассимилятов практически всегда является нис-

ходящим, поэтому можно тогда на основе (5.3.11) и (5.3.12) пользоваться упрощенными уравнениями:

$$F_L = [C_L]F, \quad (5.3.13)$$

$$F_R = [C_R]F. \quad (5.3.14)$$

5.4. Водный обмен

На основе представлений, описанных в гл. 3.4, можем восходящий поток воды через растение (E_1) вычислить как

$$E_1 = (\text{grad} \Psi) / r, \quad (5.4.1)$$

где r — сопротивление проводящего пути. Уточняя, получаем выражение для входящего потока воды в растение:

$$E_1 = (\Psi_o - \Psi_L - \Psi_g) / (r_A + r_S), \quad (5.4.2)$$

где Ψ_o и Ψ_L соответственно потенциалы воды в почве и в листьях, и Ψ_g гравитационный потенциал воды в листьях; r_A и r_S — гидравлические сопротивления корней и ствола (плюс ветвей). Если Ψ_g в моделях травянистых растений обычно упускают, то в случае деревьев он может достигнуть значительных значений и его следует включить в модель.

Интенсивность потока водяного пара (E_2) между межклетниками листа и внешним воздухом подчиняется закону диффузии и вычисляется как

$$E_2 = a e_L W_L / r_L, \quad (5.4.3)$$

где a — средняя разность концентрации водяного пара в воздухе (a_a) и в листе (a_L); r_L — сопротивление к движению водяного пара на этом пути в расчёте на единицу площади листа; e_L — удельная площадь поверхности листьев; W_L — масса листы. При этом

$$a = a_L - a_a.$$

(5.4.4)

По существу, $a = a(t)$ - дефицит насыщения водяного пара в воздухе.

Количество воды, содержащееся в стволе и в других органах дерева, изменяется в зависимости от условий транспирации и корневого достава воды. Например, в случае сильной транспирации наблюдается также максимальное уменьшение объема ствола и ветвей, измеренное дендрометром (данные Chalmers, Wilson, 1978, на *Persica vulgaris*, O.Куль на *Picea abies*). С другой стороны, скорость движения пасоки в нижних частях ствола гораздо менее изменчива чем транспирация, например пасока течет ночью, когда транспирация почти отсутствует (данные П.В.Тихова, Л.К.Кайбияннена, Т.А.Сазоновой и O.Кулля). Итак, в общем случае

$$E_1 \neq E_2.$$

(5.4.5)

С учетом этого неравенства составлена например модель FAST-P (Lohammar et al., 1980).

Однако циклическое циркадное изменение объема ствола является довольно быстрым процессом. Учитывая задачи, поставленные перед данной работой, где мы должны обратить главное внимание на более медленные процессы, мы можем соотношение E_1 и E_2 принимать стационарным и считаем, что

$$E_1 = E_2 = E.$$

(5.4.6)

Так, к примеру, сделано и в модели FAST-S, также предназначенной для счета эффектов более длинного периода времени чем сутки (Lohammar et al., 1980).

Теперь следует уточнить величины сопротивлений r_A , r_S , r_L в

уравнениях (5.4.2) и (5.4.3).

Главными составляющими сопротивления к движению воды из почвы в проводящие элементы корней по существующим данным являются плазмалеммы и симпластная часть этого пути, так как благодаря пояску Каспари вода не может войти в растение лишь по апопласту, минуя симпластную часть пути. Оказываемое сопротивление можем в первом приближении считать обратно пропорциональным площади поверхности сосущих корней, т.е.

$$r_R = f_R / e_R W_R. \quad (5.4.7)$$

где e_R - удельная площадь поверхности сосущих корней и f_R - гидравлическое сопротивление единицы площади сосущих корней. Следует заметить, что в корневом питании ели и многих других деревьев важное значение имеет микориза. Методика измерения микоризы для учета ее роли для r_R пока не разработана. Поэтому пользуемся приведенной упрощенной формулой, заметив лишь, что содержащееся в ней допущение о пропорциональности проводимости ($1/r_R$) и площади поверхности сосущих корней ($e_R W_R$) в первом приближении считаем правомерным и для корней с микоризой.

Сопротивление на пути от корней до листьев r_S зависит от длины этого пути, которая пропорциональна высоте дерева H , а также от площади сечения проводящих путей q и гидравлического сопротивления единичной части древесины f_S :

$$r_S = f_S H / q. \quad (5.4.8)$$

У молодых деревьев пасока движется по всей ксилеме, однако у больших деревьев является проводящей лишь её внешний слой толщиной d . Учитывая это, вычислим значение q :

$$q = \begin{cases} dY - \pi d^2, & \text{если } Y > 2\pi d, \\ Y^2 / 4\pi, & \text{если } Y < 2\pi d, \end{cases} \quad (5.4.9)$$

где Y - средний периметр ствола. Для перехода от этой средней величины к используемому в лесоводстве периметру или диаметру на высоте 1,3 м следует пользоваться коэффициентом формы ствола, значения которых для разных случаев приводятся в лесоводческой литературе (например Анучин, 1982; Krigul, 1969). В данном случае пользуемся соотношением

$$Y = S/H, \quad (5.4.10)$$

где S - площадь поверхности ствола, которая вычисляется из уравнения

$$S = (4\pi W_{SH}/g)^{1/2}, \quad (5.4.11)$$

где g - плотность структурной массы ствола.

На основе данных, полученных для *Pseudotsuga menziesii* (Waring, Running, 1976), оказывается, что проводимость листьев (в первую очередь устьиц) зависит линейно от потенциала воды ксилемы, измеряемого недалеко от листьев (рис. 5.2). Следовательно,

$$r_L = 1/(a_1 + a_2 \Psi_L), \quad (5.4.12)$$

где a_1 - предельная проводимость хвои для водяного пара и a_2 - чувствительность проводимости хвои к потенциалу воды.

Теперь оказывается возможным вывести уравнение для вычисления потенциала воды листьев (Ψ_L) и корней (Ψ_R). Из уравнений (5.4.2), (5.4.3), (5.4.6) и (5.4.12) получаем

$$E = a(t) e_L (a_1 + a_2 \Psi_L) W_L = (\Psi_0 - \Psi_L - \Psi_g) / (r_R + r_S). \quad (5.4.13)$$

Учитывая, что

$$\psi_g = H/10, \quad (5.4.14)$$

получаем из (5.4.13):

$$\begin{aligned} \psi_L = & (\psi_o - H/10 - a_1 a(t) e_L (r_S + r_A) w_L) / \\ & / (1 + a_2 a(t) e_L (r_S + r_A) w_L). \end{aligned} \quad (5.4.15)$$

Из схемы соединения сопротивлений (рис. 5.4) видно, что

$$(\psi_o - \psi_A) / r_A = (\psi_A - \psi_L) / r_S. \quad (5.4.16)$$

отсюда

$$\psi_A = (r_A \psi_L - r_S \psi_o) / (r_A + r_S). \quad (5.4.17)$$

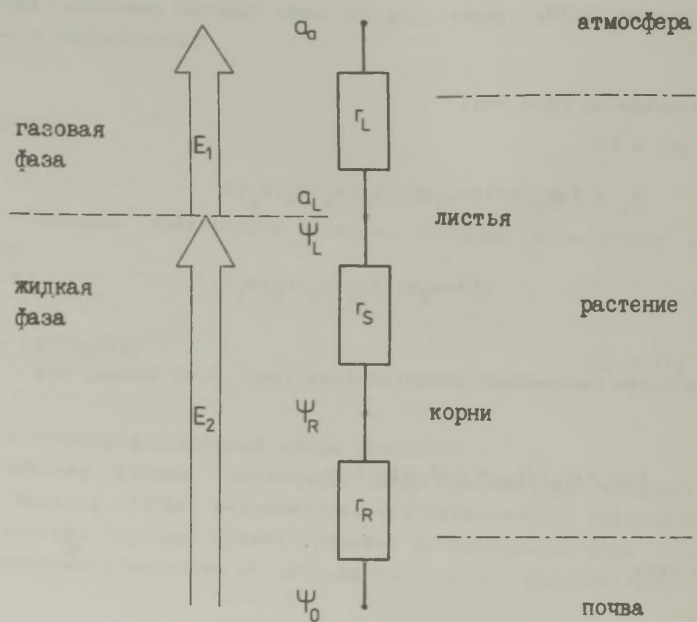


Рис. 5.4. Схема блока водного обмена. Объяснение обозначений в тексте.

5.5. Азотный обмен

Сперва следует кратко обосновать принятое в данной модели предположение о едином фонде азотных ассимилятов для целого дерева, а также опускание количественного рассмотрения других элементов минерального питания.

Уже давно ясно, что на рост растений влияет обеспеченность многими минеральными элементами. Однако, существующие знания ещё недостаточны для количественного описания воздействия одновременно всех элементов питания. Например, пока не существует динамических моделей, в которых рассматривались бы эффекты взаимодействия минеральных элементов на рост целого растения. В предыдущих моделях роста деревьев экофизиологическое описание минерального питания является редкостью. Поэтому ограничимся в данной модели рассмотрением одного, но видимо самого главного элемента минерального питания, значение которого связано с его относительно большим содержанием в структурных веществах растительного организма - азотом.

Главными подвижными азотными соединениями в растениях являются нитраты и аминокислоты. Нитраты в деревьях восстанавливаются до аминокислот в основном в корнях (Zimmermann, Brown, 1980).

Аминокислоты движутся до листьев транспирационным потоком пасоки, там пересинтезируются отчасти в другие аминокислоты, а затем входят во флоэму и передвигаются в точки роста. Нерасходуемые аминокислоты также выходят из флоэмы и могут снова попасть в пасоку. Таким образом, происходит их круговое движение в организме растения. В разных органах из-за постоянного круговорота белков освобождаются аминокислоты, часть которых также может попасть в проводящие элементы. В связи с движением по ксилемному пути изменения в концентрациях аминокислот в разных органах могут быть относительно быстрыми, однако круговой путь их движения является механизмом, позволяющим уравнивать разницы в концентрациях. Все это делает естественным использование лишь одного фонда подвижных азотных соединений при рассмотрении структурного роста дерева.

Азот входит в дерево с потоком минерального питания Q ($\text{кг} \cdot \text{дек}^{-1}$) и выходит в составе опада листьев V_L и корней V_R . Относительное содержание азота в структурной биомассе считается в данной модели постоянным, но различным в разных органах: d_L - в листьях, d_S - в древесной части (ветви, ствол, толстые корни), d_R - в структурной биомассе тонких корней.

Минеральный азот передвигается пассивно в составе потока воды до коры сосущих корней, затем проходит клеточные мембраны в слое клеток Каспари и входит в проводящие элементы ксилемы. Пассивное передвижение минеральных веществ связано с величиной потока воды E . Переход через мембраны зависит от энергетической обеспеченности клеток корней (требуемой как для активного поглощения, так и для восстановления минерального азота), зависящей от концентрации углеводных ассимилятов в корнях $[C_R]$. Поглощение азота ингибируется также высоким содержанием подвижных азотных соединений $[N]$. Поглощение зависит от площади сосущих корней, равной $e_R W_R$, где e_R - удельная поверхность сосущих корней. Поглощение пропорционально концентрации азота в почвенном растворе $N_O(t)$ (Greenwood et al., 1974). Таким образом, естественно использовать для упрощенного описания минерального питания следующее уравнение:

$$J = k_Q e_R W_R E [C_R] N_O(t) f_P(T_o) / (n_K + [N]), \quad (5.5.1)$$

где k_Q - коэффициент интенсивности азотного питания и n_K - коэффициент самоингибирования азотного питания, определяющий интенсивность поглощения при нулевой концентрации внутреннего фонда подвижного азота.

5.6. Дыхание

Дыхание каждого органа, как и целого растения, расчлняем на три составляющие - дыхание роста (R_g), дыхание поддержания (R_m) и дыхание транспорта (R_t) (сюда включаем и затраты на восстановление нитратов):

$$R = R_g + R_m + R_t,$$

$$R_g = R_{gL} + R_{gS} + R_{gA} + R_{gR},$$

(5.6.1)

$$R_m = R_{mL} + R_{mS} + R_{mA} + R_{mR},$$

$$R_t = R_{tL} + R_{tS} + R_{tA} + R_{tR}.$$

Дыхание роста пропорционально скорости роста соответствующего органа (G_L, G_S, G_A, G_R):

$$R_{gL} = r_g G_L,$$

$$R_{gS} = r_g G_S,$$

$$R_{gA} = r_g G_A,$$

$$R_{gR} = r_g G_R,$$

(5.6.2)

где r_g - коэффициент дыхания роста. Эффективность роста γ_g равен $1/(1+r_g)$.

Дыхание поддержания, как обосновывалось в гл. 3.3, зависит от концентрации углеродных ассимилятов в соответствующем органе.

Кроме того, дыхание сильно зависит от температуры. Хотя известно, что в диапазоне нормальных температур зависимость дыхания от температуры является экспоненциальной, можно в первом приближении достаточно хорошо описать эту зависимость и с помощью линейной функции (см. Кулл, Фрей, 1984).

Пользуемся следующей функцией:

$$f_G(T_a) = \begin{cases} T_a, & \text{если } T_a(t) > 0, \\ 0, & \text{если } T_a(t) \leq 0. \end{cases} \quad (5.6.3)$$

В случае дыхания поддержания листьев следует учитывать, что оно ингибируется светом.

Тогда

$$A_{mL} = r_{mL} f_G(T_a) (1 - t_p(t)) [C_L] W_L, \quad (5.6.4)$$

где r_{mL} — коэффициент дыхания поддержания листа.

Дыхание происходит лишь в живых тканях. Так как в стволе живым является лишь тонкий слой под корой (плюс паренхимные клетки восковых путей, однако их роль невелика), то дыхание ствола пропорционально его поверхности S :

$$A_{mS} = r_{mS} f_G(T_a) [C_S] S, \quad (5.6.5)$$

где r_{mS} — коэффициент дыхания поддержания единицы площади ствола.

Дыхание толстых корней рассчитывается аналогично дыханию ствола, однако, так как толстые корни занимают промежуточное положение между тонкими корнями и стволом, то пользуемся при этом

средней концентрацией ассимилятов ствола и корней:

$$A_{mA} = r_{mS} f_G(T_a) ([C_S]/2 + [C_R]/2) S_R. \quad (5.6.6)$$

где S_R - площадь толстых корней.

Для тонких корней получаем

$$A_{mA} = r_{mA} f_G(T_a) [C_R] W_R. \quad (5.6.7)$$

где r_{mA} - коэффициент дыхания поддержания тонких корней.

Транспортный член дыхания в листьях включает затраты на загрузку флоэмы:

$$A_{tL} = r_{tL} F_L. \quad (5.6.8)$$

где r_{tL} - коэффициент дыхания транспорта листа. На основе представления о транспорте ассимилятов по механизму Мюнха других затрат кроме затрат на загрузку флоэмы не требуется. В действительности определенное количество энергии расходуется и на разгрузку флоэмы, однако из-за относительно малого значения этой величины (Penning de Vries, 1973) не будем его в данную модель включать. Поэтому считаем, что

$$A_{tS} = 0, \quad (5.6.9)$$

$$A_{tA} = 0.$$

В тонких корнях используется энергия для поглощения и ассимиляции минеральных веществ. Таким образом,

$$R_{tR} = r_{tR}Q. \quad (5.6.10)$$

где r_{tR} - коэффициент дыхательных затрат на поглощение и восстановление нитратов.

Дыхание разных органов получаем теперь на основе (5.6.2) и (5.6.4) - (5.6.10):

$$R_L = r_g G_L + r_{mL} f_G(T_a)(1 - t_P(t))[C_L]W_L + r_{tL} F_L. \quad (5.6.11)$$

$$R_S = r_g G_S + r_{mS} f_G(T_a)[C_S]S. \quad (5.6.12)$$

$$R_A = f_g G_A + r_{mS} f_G(T_a)([C_S]/2 + [C_A]/2)S_A. \quad (5.6.13)$$

$$R_R = r_g G_R + r_{mR} f_G(T_a)[C_R]W_R + r_{tR}Q. \quad (5.6.14)$$

5.7. Опад

В данной модели учитывается лишь опад листвы и тонких корней. Опад ветвей не рассматривается, так как он не имеет столь принципиального значения для баланса биомассы как два предыдущих, кроме того ветви в данной модели вообще отдельно не рассматриваются и вся надземная древесная часть обладает в модели геометрией ствола.

Опад тонких корней опишем просто как

$$V_R = k_{VR} W_R, \quad (5.7.1)$$

где k_{VR} - интенсивность умирания тонких корней, вычисляемая на основе данных о средней продолжительности жизни тонких корней.

При описании опада листвы учитывается средняя продолжительность жизни хвои s . Упрощенно считаем, что опад листвы происходит лишь зимой, когда дерево утратит все хвои, возраст которых s лет. Тогда

$$V_L = \begin{cases} W_{L, T-s+1} / dt, & \text{если } t = T, \\ 0, & \text{если } t \neq T, \end{cases} \quad (5.7.2)$$

где T - возраст дерева в целых годах и $W_{L, 1}$ - масса хвои, образующаяся в году 1. Конечно, в действительности хвоя умирает также в течение вегетационного периода, однако такое скачкообразное уменьшение массы листвы к началу каждой весны косвенно описывает влияние мороза на фотосинтетический аппарат живых листьев, требующий восстановления в начале вегетационного периода. Такое дискретное описание опада листьев позволяет также легко перейти к описанию летнезеленых деревьев (тогда $s=1$).

5.8. Рост и динамика фондов

Так как фонды ассимилятов и азота локально воздействуют через их концентрации, следует вывести уравнения для вычисления значений концентраций на основе размера фондов и строения и размеров дерева. Для фонда ассимилятов листьев (следуя например И.Бихеле и др., 1980; Молдау, 1984) можно принять

$$[C_L] = C_L / W_L. \quad (5.8.1.)$$

Фонд ассимилятов ствола находится в живых клетках ствола, поэтому

$$[C_S] = C_S / w_S S, \quad (5.8.2)$$

где w_S - сухая масса живой ткани ствола в расчёте на единицу площади ствола ($\text{кг} \cdot \text{м}^{-2}$). Фонд ассимилятов корней расположен как в живом слое поверхности толстых корней, так и в живых тонких корнях, поэтому

$$[C_R] = C_R / (W_R + w_S S_R). \quad (5.8.3)$$

Фонд подвижного азота находится как в живых тканях, так и в пасоке, заполняющей заболонь. Поэтому

$$[N] = N / (W_L + W_R + \rho q H). \quad (5.8.4)$$

Уравнения, описывающие динамику фондов, содержат в правых

частях простые суммы входов и выходов соответствующих фондов:

$$dC_L/dt = P - F_L - (1 - d_L)G_L - R_L, \quad (5.8.5)$$

$$dC_S/dt = F_L - F_R - (1 - d_S)G_S - R_S, \quad (5.8.6)$$

$$dC_R/dt = F_R - (1 - d_S)G_A - (1 - d_R)G_R - R_A - R_R, \quad (5.8.7)$$

$$dN/dt = Q - d_L G_L - d_S (G_S + G_A) - d_R G_R, \quad (5.8.8)$$

где d_L , d_S , d_R - среднее содержание азота в структурной массе листы (d_L), ствола и толстых корней (d_S) и тонких корней (d_R).

Динамика составляющих структурной массы равна скорости роста соответствующих органов, минус опад. Соответственно:

$$dW_{L,T}/dt = G_L, \quad (5.8.9)$$

$$dW_S/dt = G_S, \quad (5.8.10)$$

$$dW_A/dt = G_A, \quad (5.8.11)$$

$$dW_R/dt = G_R - V_R, \quad (5.8.12)$$

где $W_{L,T}$ - масса листьев, образующаяся в году T . Так как общую массу листьев W_L получаем как

$$W_L = \sum_{j=T-s+1}^T W_{L,j}, \quad (5.8.13)$$

то, учитывая (5.7.2), (5.8.9) и (5.8.13) получаем

$$dW_L/dt = G_L - V_L.$$

(5.8.14)

Материал для роста новой листы образуется из фотосинтеза (P) и азотного фонда (N). Рост регулируется температурой (T_a) и зависит сильно от потенциала воды в листьях (Ψ_L). При описании температурной зависимости роста прибегаем к функции (5.6.3), которая в первом приближении подходит для этой цели в условиях нормальных (не слишком высоких) температур. Для описания влияния водного потенциала на рост пользуемся простой линейной зависимостью. Однако следует учитывать, что рост листьев и побегов происходит лишь в течение определенного периода в начале вегетационного сезона. Для описания последнего обстоятельства пользуемся результатом, полученным в фенометрии, по которому рост листьев начинается, когда накапливается определенная сумма положительных температур T_{L1} и заканчивается при определенной сумме температур T_{L2} . Установлено, что для *Picea abies* наилучшее приближение даст именно сумма положительных температур, а не сумма температур выше определенной критической положительной температуры (Dettingen, 1879). Для описания периода роста листьев пользуемся тогда функцией

$$t_L(t) = \begin{cases} 1, & \text{если } T_{L1} < T_s(t) \leq T_{L2}, \\ 0, & \text{если } T_s(t) \leq T_{L1} \text{ или } T_s(t) > T_{L2}, \end{cases} \quad (5.8.15)$$

где T_{L1} и T_{L2} - суммы положительных температур, требующиеся соответственно для начала или окончания роста новых побегов и $T_s(t)$ - сумма положительных среднесуточных температур от момента начала года (36.T, выраженный в декадах) до момента времени t , т.е. . .

$$T_s(t) = \sum_{m=36T}^t 10f_G(T_a(m)). \quad (5.8.16)$$

Для описания влияния концентрации фонда азота на рост используем простую функцию с насыщением N_x :

$$N_x = [N] / (n_x + [N]), \quad (5.8.17)$$

где n_x - концентрация фонда на уровне половины от насыщения. Теперь получаем уравнение для описания роста листьев:

$$G_L = k_L N_x P f_G(T_a) (1 + b_G \Psi_L) t_L(t), \quad (5.8.18)$$

где k_L - коэффициент скорости роста листьев и b_G - чувствительность роста к потенциалу воды.

Скорость роста древесины зависит от локальной концентрации фонда ассимилятов и фонда азота, а также от температуры, от потенциала воды и от площади камбия:

$$G_S = k_S [C_S] N_x S f_G(T_a) (1 + b_G \Psi_S), \quad (5.8.19)$$

$$G_A = k_A ([C_S] / 2 + [C_R] / 2) N_x S_A f_G(T_a) (1 + b_G \Psi_A), \quad (5.8.20)$$

где k_S и k_A - коэффициенты скорости роста соответственно ствола и толстых корней, а Ψ_S - средний потенциал воды в стволе, получаемый из уравнения

$$\Psi_S = (\Psi_L + \Psi_A) / 2. \quad (5.8.21)$$

Аналогично, скорость роста тонких корней получаем в виде

$$G_A = k_A [C_A] N_x W_A f_G(T_A). \quad (5.8.22)$$

где k_A - коэффициент скорости роста тонких корней.

Заметим, что при составлении уравнений (5.8.18)–(5.8.20) учтены правила описания кинетики в переменном объеме (К.Куль, 1982).

Рост дерева в высоту зависит естественно в первую очередь от обеспеченности субстратами роста и ингибируется низкой температурой и низким водным потенциалом в кроне дерева. Продолжительность роста в длину зависит, как и рост листьев, от накопленной суммы положительных температур. На основе такого упрощенного представления получаем:

$$dH/dt = k_H [C_S] N_x f_G(T_A) (1 + b_{GTL}) t_L(t), \quad (5.8.23)$$

где H - высота дерева (м) и k_H - коэффициент скорости роста в высоту.

Для вычисления площади растущей поверхности ствола S приведено уравнение (5.4.11). При вычислении площади поверхности толстых корней $S_A(m^2)$ допускается приближительное сохранение геометрического подобия этой части корневой системы в течение роста. Тогда получаем

$$S_A = u (W_A/g)^{2/3}, \quad (5.8.24)$$

где u - коэффициент формы толстых корней.

5.9. Обзор уравнений модели

Перечислим здесь все уравнения, которые используются в модели, с указанием их номеров. Все обозначения объяснены в соответствующих разделах данной главы, а также в табл. 6.1, 6.3 и 6.4.

$$dW_{L,T}/dt = G_L \quad (5.8.9)$$

$$dW_S/dt = G_S \quad (5.8.10)$$

$$dW_A/dt = G_A \quad (5.8.11)$$

$$dW_R/dt = G_R - V_R \quad (5.8.12)$$

$$dC_L/dt = P - F_L - (1 - d_L)G_L - R_L \quad (5.8.5)$$

$$dC_S/dt = F_L - F_R - (1 - d_S)G_S - R_S \quad (5.8.6)$$

$$dC_R/dt = F_R - (1 - d_S)G_A - (1 - d_R)G_R - R_A - R_R \quad (5.8.7)$$

$$dN/dt = Q - d_L G_L - d_S (G_S + G_A) - d_R G_R \quad (5.8.8)$$

$$dH/dt = k_H [C_S] N_x f_G(T_a) (1 + b_G \Psi_L) t_L(t) \quad (5.8.23)$$

$$W_L = \sum_{j=T-s+1}^T W_{L,j} \quad (5.8.13)$$

$$G_L = k_L P N_x f_G(T_a) (1 + b_G \Psi_L) t_L(t) \quad (5.8.18)$$

$$G_S = k_S [C_S] N_x S f_G(T_a) (1 + b_G \Psi_S) \quad (5.8.19)$$

$$G_A = k_A ([C_S]/2 + [C_R]/2) N_x S_R f_G(T_a) (1 + b_G \Psi_R) \quad (5.8.20)$$

$$G_R = k_R [C_R] N_x W_R f_G(T_a) (1 + b_G \Psi_R) \quad (5.8.22)$$

$$V_R = k_{VR} W_R \quad (5.7.1)$$

$$[C_L] = C_L / W_L \quad (5.8.1)$$

$$[C_S] = C_S / W_S \quad (5.8.2)$$

$$[C_R] = C_R / (W_R + W_S S_R) \quad (5.8.3)$$

$$[N] = N / (W_L + W_R + gqH) \quad (5.8.4)$$

$$N_x = [N] / (n_x + [N]) \quad (5.8.17)$$

$$P = P_o W_L f_P(T_o) (1 + b_P \psi_L) f(I) t_P(t) \quad (5.2.6)$$

$$Q = k_Q e_R W_R E[C_R] N_o(t) f_P(T_o) / (n_k + [N]) \quad (5.5.1)$$

$$R_L = r_g G_L + r_{mL} f_G(T_o) (1 - t_P(t)) [C_L] W_L + r_{tL} F_L \quad (5.6.11)$$

$$R_S = r_g G_S + r_{mS} f_G(T_o) [C_S] S \quad (5.6.12)$$

$$R_A = r_g G_A + r_{mS} f_G(T_o) ([C_S] / 2 + [C_R] / 2) S_R \quad (5.6.13)$$

$$R_R = r_g G_R + r_{mR} f_G(T_o) [C_R] W_R + r_{tR} Q \quad (5.6.14)$$

$$F_R = F[C_S] \quad (5.3.14)$$

$$F_L = F[C_L] \quad (5.3.13)$$

$$F = (k_{FC}([C_L] - [C_R]) + \psi_L - \psi_R) / r_{FT} \quad (5.3.9)$$

$$r_{FT} = H / (k_F W_F Y f_P(T_o)) + 1 / (k_V k_{FL} W_L) + 1 / (k_V k_{FR} W_R) \quad (5.3.10)$$

$$E = a(t) e_L(a_1 + a_2 \psi_L) W_L f_P(T_o) \quad (5.4.13)$$

$$\psi_L = (\psi_o - H / 10 - a_1 a(t) e_L(r_S + r_R) W_L) / (1 + a_2 a(t) e_L(r_S + r_R) W_L) \quad (5.4.15)$$

$$\Psi_R = (r_R \Psi_L - r_S \Psi_O) / (r_R + r_S) \quad (5.4.17)$$

$$\Psi_S = (\Psi_L + \Psi_R) / 2 \quad (5.8.21)$$

$$r_R = f_R / e_R W_R \quad (5.4.7)$$

$$r_S = f_S H / a \quad (5.4.8)$$

$$a = \begin{cases} \gamma d - \pi d^2, & \text{если } \gamma > 2\pi d \\ \gamma^2 / 4\pi, & \text{если } \gamma \leq 2\pi d \end{cases} \quad (5.4.9)$$

$$S = (4\pi W_S H / g)^{1/2} \quad (5.4.11)$$

$$S_R = u(W_A / g)^{2/3} \quad (5.8.24)$$

$$\gamma = S / H \quad (5.4.10)$$

$$f_P(T_O) = \begin{cases} 1, & \text{если } T_O(t) > 0 \\ 0, & \text{если } T_O(t) \leq 0 \end{cases} \quad (5.2.5)$$

$$f_G(T_O) = \begin{cases} T_O, & \text{если } T_O(t) > 0 \\ 0, & \text{если } T_O(t) \leq 0 \end{cases} \quad (5.6.3)$$

$$f(I) = I(t) / (I(t) + k_I) \quad (5.2.1)$$

$$I(t) = (I_O(t) / k_e L) (1 - \exp(-k_e L)) \quad (5.2.2)$$

$$I_O(t) = 1.16 I_S(t) / t_P(t) \quad (5.2.3)$$

$$t_L(t) = \begin{cases} 1, & \text{если } T_{L1} < T_S(t) \leq T_{L2} \\ 0, & \text{если } T_S(t) \leq T_{L1} \text{ или } T_S(t) > T_{L2} \end{cases} \quad (5.8.15)$$

$$T_s(t) = \sum_{m=36T}^t 10f_G(T_a(m)) \quad (5.8.16)$$

$$T = \text{int}(t/36) \quad (5.1.2)$$

Приведенные уравнения образуют полную систему уравнений модели РУУ-1, т.е. никаких других уравнений модель не включает (лишь в некоторых специальных численных экспериментах отдельные члены будут иметь иной вид, но это тогда специально указывается).

Таким образом, модель является системой из девяти дифференциальных уравнений.

При суммировании отдельных членов (5.1.1), (5.1.4), (5.1.5) и с учетом, что

$$\begin{aligned} dW/dt = & dW_L/dt + dW_S/dt + dW_A/dt + dW_R/dt + \\ & + dC_L/dt + dC_S/dt + dC_R/dt + dN/dt, \end{aligned} \quad (5.9.1)$$

получаем в точности общее уравнение роста дерева (5.1.3).

Следует заметить, что (хотя бы из-за использования определенного метода интегрирования) как в случае данной модели, так и вообще в случае подобных математических моделей среднего или большого размера, невозможно отражать на языке уравнений все мельчайшие подробности, существующие в вычислительной программе. Поэтому фундаментальное требование научности – требование повторяемости результатов – строго говоря не может быть полностью соблюдено без сопоставления вычислительных программ. Итак, вычислительные программы получили в последнее время существенное место в изложениях теории сложных биологических систем (Spain, 1982; Kull, 1985). Программу данной модели можно получить от авторов.

ГЛАВА 6. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЗНАЧЕНИИ ПАРАМЕТРОВ.

ПОЛУЧЕНИЕ ВХОДНЫХ ДАННЫХ И МЕТОДЫ ВЫЧИСЛЕНИЙ

В ряде известных работ, в которых разрабатывались модели растения, имелось в виду абстрактное растение, не относящееся к какому-либо конкретному биологическому виду (например З.Бихеле и др., 1980; И.Бихеле и др., 1980; Торнли, 1982). Такой подход имеет двоякую причину. С одной стороны, пытаются вывести достаточно универсальные уравнения и разработать модель, с помощью которой можно объяснить поведение растений многих видов. С другой стороны, для разработки модели конкретного вида растения необходимо иметь значения всего комплекса требуемых моделью параметров, определенных для данного вида по согласованной методике. Однако такая работа очень трудоемка и сложна, требует усилий большого коллектива, способного провести разнородные измерения с применением технически весьма разных и отчасти сложных методов. Эта работа осуществлена пока в мире лишь для отдельных культурных растений, и даже тогда не охватывает всех параметров модели. Поэтому всегда при построении экофизиологических моделей роста растений в той или иной мере надо идти на разумный компромисс между таксономической общностью и конкретностью, а также между использованием теоретических и эмпирических зависимостей.

Данная модель учитывает экофизиологическую сторону роста в большей мере, чем большинство других известных математических моделей продукционного процесса деревьев. Поэтому роль теоретических зависимостей в ней относительно большая. Однако при определении значений входных величин везде, где это оказалось возможным, используются значения, измеренные и приведенные в литературе для *Picea abies*, *Picea sp.* или вообще для вечно-зеленых хвойных.

6.1. Определение значений входных переменных

Перечень входных переменных модели приведен в табл. 6.1, а значения основных входных переменных, используемые при вычислениях, в табл. 6.2. Приведем здесь некоторые объяснения к их выбору.

Так как в модели РУУ-1 с небольшим упрощением считается, что физиологические процессы, связанные с ростом дерева, происходят лишь в случае положительной температуры, то и вычисления могут быть ограничены этим периодом каждого сезона. Значения входных переменных $T_a(t)$, $I_s(t)$, $t_p(t)$ и $a(t)$ (табл.6.1) соответствуют многолетним средним значениям, измеренным на Юленурмской (Тартуской) метеостанции Эстонии (Справочник по климату ..., 1965, 1966, 1968).

Получение значений средней освещенности $I_o(t)$ является сложной задачей, так как освещенность является очень изменчивой величиной уже в коротких промежутках времени. Поэтому, пользуемся декадными суммами радиации $I_s(t)$, учитывая относительную длину светового периода декады $t_p(t)$. Последняя вычисляется как сумма времени от 1 часа после восхода солнца до 1 часа перед заходом солнца в течение декады, деленная на длину декады. Тогда $I_o(t)$ вычисляется с помощью формулы (5.2.3) (табл. 6.2).

Значения потенциала воды $\Psi_o(t)$ соответствуют усредненным значениям, полученным К.Порком и соавт. (K.Pork et al., 1977) для ельника Вооремааской лесозоологической станции. Когда в численных экспериментах использованы другие значения $\Psi_o(t)$, это указывается специально.

В литературе относительно мало данных о концентрации азота в почвенном растворе лесных почв. В работе Л.Рейнтама и Э.Каасик (Reintam, Kaasik, 1977) получены значения 3.4 ... 8.7 мг.л⁻¹ для ельника. В опытах с *Picea abies* Т.Келлера (Keller, 1971) использован раствор, содержащий 17.5 ... 70.0 мг.л⁻¹ NH_4NO_3 , что соответствует 6 ... 25 мг.л⁻¹ N, а в опытах А.Дунберга (Dunberg, 1974) - 18 мг.л⁻¹ N. А.А.Гришина и соавт. (1979) определили содержание азота в водных вытяжках из подстилки ельника, и получили значения 16 ... 38 мг.л⁻¹. На основе этих данных мы пользуемся (если не указано иначе) значением 15 мг.л⁻¹ для $N_o(t)$.

Таблица 6.1

Входные переменные модели РЦУ-1

Обозначение	Единица измерения	Название
$T_a(t)$	$^{\circ}\text{C}$	температура воздуха
$I_s(t)$	$\text{Дж.м}^{-2}\text{дек}^{-1}$	декадная сумма суммарной радиации
$t_p(t)$	-	относительная длина светового периода декады
$a(t)$	кг.м^{-3}	дефицит насыщения водяного пара в воздухе
$\phi_o(t)$	бар	потенциал воды в почве
$N_o(t)$	кг.кг^{-1}	концентрация азота в почвенном растворе

Таблица 6.2

Значения входных переменных, используемые в численных экспериментах

Месяц	Номер декады	$T_a(t)$ $^{\circ}\text{C}$	$t_p(t)$	$I_s(t)$ $\text{МДж.м}^{-2}\text{дек}^{-1}$	$a(t)$ кг.м^{-3}	$\phi_o(t)$ бар
апрель	10, 11, 12	3.5	.51	135	.0019	-.35
май	13, 14, 15	10.0	.61	169	.0038	-.4
июнь	16, 17, 18	14.2	.68	205	.0045	-.45
июль	19, 20, 21	16.9	.65	186	.0045	-.5
август	22, 23, 24	14.9	.56	139	.0032	-.45
сент.	25, 26, 27	10.2	.45	83	.0019	-.45
окт.	28, 29, 30	4.8	.35	41	.0011	-.4

6.2. Определение значений параметров

Приведем здесь краткие обоснования к выбору значений параметров для всех блоков модели. Обзор всех параметров и их значений, а также используемых обозначений и единиц представлен в табл. 6.3.

Заметим, что везде, где величины выражаются в расчёте на единицу биомассы, имеется в виду структурная биомасса в сухом виде. Величины CO_2 -обмена также выражены в единицах сухой биомассы (кг (CH_2O)), а величины N-обмена в кг чистого азота.

1. Блок фотосинтеза

Для *Pinus sylvestris* П.Хари и соавт. (Hari et al., 1985, с. 135) используют значение $k_I = 150 \text{ Вт.м}^{-2}$. По измерениям О.Кулл у *Picea abies* значение данной величины немного ниже: используем значение 116 Вт.м^{-2} (Кулл, Коппель, 1984).

Листовой индекс L для елового древостоя на основе работы Д.Фрей (1981) равен $12 \dots 18$ (с учетом полной площади хвоинок). Учитывая также другие работы (например Matsuda, Baumgartner, 1975) принимаем в данных вычислениях для деревьев в древостое $L = 16$. Для коэффициента экстинкции k_a в ельнике получены значения 0.4 (Федоров, Гильманов, 1980), 0.28 (Jarvis, 1981) и $0.32 \dots 0.38$ (Koppel, 1973). Пользуясь значением $k_a = 0.35$, получаем из (5.2.2) в случае древостоя

$$I(t) \approx 0.18 I_0(t). \quad (6.2.1)$$

В специальных численных экспериментах будут использованы и другие значения L .

Для P_0 получаем из значения $5 \text{ мг } (\text{CO}_2) \text{ г}^{-1} \text{ час}^{-1}$ (Кулл, Коппель, 1984) $P_0 = 0.8 \text{ кг } (\text{CH}_2\text{O}) \text{ кг}^{-1} \text{ дек}^{-1}$.

По нашим измерениям на *Picea abies* в лесозокологической станции Вооремаа наблюдалось полное закрывание устьиц при значениях водного потенциала около -25 бар. Отсюда $b_p = 0.04 \text{ бар}^{-1}$.

Таблица 6.3

Параметры модели РУУ-1

Обозначение	Значение	Единица измерения	Название
1	2	3	4
Блок фотосинтеза			
k_I	116	$\text{Вт} \cdot \text{м}^{-2}$	плотность радиации на уровне половины насыщения световой кривой фотосинтеза
k_e	.35	-	коэффициент экстинкции
L	16	$\text{м}^2 \cdot \text{м}^{-2}$	листовой индекс древостоя
P_o	.8	$\text{кг} \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{дек}^{-1}$	удельный фотосинтез в оптимальных условиях
b_p	04	бар^{-1}	чувствительность фотосинтеза к потенциалу воды
Блок транспорта ассимилятов			
k_{FC}	60	бар	осмотическое давление флоэмного сока при единичной концентрации фонда
w_F	.14	$\text{кг} \cdot \text{м}^{-2}$	количество флоэмного сока в расчёте на единицу площади ствола
k_F	170	$\text{м}^2 \cdot \text{бар}^{-1} \cdot \text{дек}^{-1}$	гидравлическая проводимость ситовидных клеток для флоэмного сока
k_V	50	$\text{кг} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{бар}^{-1} \cdot \text{дек}^{-1}$	гидравлическая проводимость мембраны ситовидных клеток для воды
k_{FL}	.6	$\text{м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$	удельная площадь поверхности флоэмы в листьях
k_{FR}	6	$\text{м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$	удельная площадь поверхности флоэмы в корнях
Блок водного обмена			
e_L	11	$\text{м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$	удельная площадь поверхности листьев

1	2	3	4
e_R	30	$m^2 kg^{-1}$	удельная площадь поверхности корней
f_S	10^{-5}	бар.дек.м.кг $^{-1}$	гидравлическое сопротивление единичной части древесины
f_R	.1	бар.дек.м 2 кг $^{-1}$	гидравлическое сопротивление ед. площади сосущих корней
g	450	кг.м $^{-3}$	плотность структурной массы ствола
d	.05	м	средняя толщина заболони
a_1	1300	м.дек $^{-1}$	предельная проводимость хвои к водяному пару
a_2	52	м.дек $^{-1}$ бар $^{-1}$	чувствительность проводимости листьев к потенциалу воды
Блок азотного обмена			
d_L	.01	кг.кг $^{-1}$	относительное содержание азота в структурной массе листьев
d_S	.002	кг.кг $^{-1}$	относительное содержание азота в структурной массе древесной части дерева
d_R	.01	кг.кг $^{-1}$	относительное содержание азота в структурной массе тонких корней
k_Q	.002	м $^{-2}$	коэффициент интенсивности азотного питания
n_k	.001	кг.кг $^{-1}$	коэффициент самоингибирования азотного питания
Блок дыхания			
r_g	.32	-	коэффициент дыхания роста
r_{mL}	.014	дек $^{-1}$ К $^{-1}$	коэффициент дыхания поддержания листьев
r_{mS}	.02	кг.дек $^{-1}$ м $^{-2}$ К $^{-1}$	коэффициент дыхания поддержания единицы площади ствола
r_{mR}	.3	дек $^{-1}$ К $^{-1}$	коэффициент дыхания поддержания тонких корней

1	2	3	4
r_{tL}	.1	кг.кг ⁻¹	коэффициент дыхания загрузки флоэмы
r_{tA}	4.7	кг.кг ⁻¹	коэффициент дыхания ассимиляции азота
	Блок	опада	
s	6	год	средняя продолжительность жизни листа
k_{VA}	.01	дек ⁻¹	коэффициент интенсивности умирания тонких корней
	Блок	роста и динамики	фондов
w_S	2.5	кг.м ²	масса живой ткани на единицу площади ствола
b_G	.05	бар ⁻¹	чувствительность роста к потенциалу воды
T_{L1}	250	К	сумма положительных температур, требуемая до начала роста новых побегов
T_{L2}	850	К	сумма положительных температур, требуемая до окончания роста новых побегов
k_L	.08	кг.кг ⁻¹ К ⁻¹	коэффициент скорости роста листьев
k_S	.13	кг.дек ⁻¹ м ⁻² К ⁻¹	коэффициент скорости роста ствола
k_A	.04	кг.дек ⁻¹ м ⁻² К ⁻¹	коэффициент скорости роста толстых корней
k_R	.004	дек ⁻¹ К ⁻¹	коэффициент скорости роста тонких корней
k_H	.16	м.дек ⁻¹ К ⁻¹	коэффициент скорости роста в высоту
u	30	-	коэффициент формы толстых корней
n_x	.003	кг.кг ⁻¹	половина насыщающей концентрации фонда азота

2. Блок транспорта ассимилятов

Учитывая, что при наблюдаемой концентрации фонда ассимилятов листьев $[C_L] = 0.25$ осмотический потенциал внутри флоэмы составляет 15 бар, получаем для единичной концентрации фонда $k_{FC} = 60$ бар.

Эффективную толщину флоэмы можно оценить по данным К.Эзу (1980) 0.14 мм. Тогда получаем величину количества флоэмного раствора в расчёте на единицу площади ствола $w_F = 0.14 \text{ кг.м}^{-2}$.

Учитывая измерения (Tyree et al., 1974), а также косвенные данные о скорости движения и градиенте давления во флоэме (Нобел, 1973), получаем значение гидравлической проводимости флоэмы $k_F = 170 \text{ м}^2 \text{ бар}^{-1} \text{ дек.}$

На основе измерений анатомических препаратов *Picea abies* получены оценки для удельной площади поверхности флоэмы в хвое $k_{FL} = 0.6 \text{ м}^2 \cdot \text{кг} (\text{CH}_2\text{O})^{-1}$ и в тонких корнях $6 \text{ м}^2 \cdot \text{кг} (\text{CH}_2\text{O})^{-1}$.

Существующие в литературе данные о значении гидравлической проводимости мембран растительных клеток значительно различаются. Например, П.Нобел (1973) дает значение $k_v = 10^{-5} \text{ см.сек}^{-1} \text{ бар}^{-1} = 90 \text{ кг.м}^{-2} \text{ дек}^{-1} \text{ бар}^{-1}$. Э.Фискус и соавт. (Fiscus et al., 1983) используют значение $1.56 \text{ г.дм}^{-2} \text{ час}^{-1} \text{ бар}^{-1} = 38 \text{ кг.м}^{-2} \text{ дек}^{-1} \text{ бар}^{-1}$ для мембран корней. Некоторые авторы предлагают и существенно более низкие оценки. А.А.Зялалов (1984) объясняет такое расхождение зависимостью k_v от водного потенциала и для случая $L = 0 \dots -5$ бар получает для травянистых растений значение величины $k_v k_{FL}$ около $0.2 \text{ см}^3 \text{ г}^{-1} \text{ час}^{-1} \text{ атм}^{-1}$, что в случае $k_{FL} = 1 \text{ м}^2 \text{ кг}^{-1}$ соответствует значению $k_v = 48 \text{ кг.м}^{-2} \text{ дек}^{-1} \text{ бар}^{-1}$. На основе этих данных будем пользоваться значением $k_v = 50 \text{ кг.м}^{-2} \text{ дек}^{-1} \text{ бар}^{-1}$.

Рассмотрим теперь величину сопротивления флоэмы r_{FT} (5.3.10). Известно, что величина H/Y является достаточно постоянной в ходе роста дерева и у *Picea abies* она равна примерно 30 (Krigul, 1969). Тогда

$$r_F = H/(k_F w_F Y) = 30/(230 \cdot 0.14) \approx 0.9. \quad (6.2.2)$$

Если же тогда выполняются условия

$$r_{HL} \ll 0.9, \text{ и}$$

(6.2.3)

$$r_{HR} \ll 0.9,$$

то получаем, учитывая (5.3.10б) и (5.3.10в), что сопротивления r_{HL} и r_{HR} можем опускать, если

$$W_L \gg 0.04 \text{ кг},$$

(6.2.4)

$$W_R \gg 0.004 \text{ кг}.$$

(6.2.5)

Таким образом, в большинстве случаев можем пользоваться простым уравнением

$$r_{FT} = r_F$$

(6.2.6)

(см. (5.3.10а)), лишь в случае рассмотрения первых лет жизни дерева следует обратиться к уравнению (5.3.10).

3. Блок водного обмена

На основе данных Д.Фрей (1981) для *Picea abies* $e_L = 8.5 \dots 14 \text{ м}^2 \text{ кг}^{-1}$ в зависимости от положения хвои в кроне. Для переходной хвои она дает значение $e_L = 11 \text{ м}^2 \text{ кг}^{-1}$.

На основе данных К.Лыхмус и Т.Оя (1983) для сосущих корней *Picea abies* $e_R \approx 30 \text{ м}^2 \text{ кг}^{-1}$.

В.Лархер (1978) дает для гидравлического сопротивления древесины хвойных значение $f_S = 1/20 \text{ бар.час.см}^2 \text{ мл}^{-1} = 2.1 \cdot 10^{-5} \text{ бар.дек.м.кг}^{-1}$. Э.Маттсон-Дёс (Mattsson-Djos, 1984) определил для *Pinus sylvestris* суммарную проводимость корней и ствола в расчете на единицу площади хвои. Используя значения $e_L = 14.3 \text{ м}^2 \text{ кг}^{-1}$ и $e_L W_L / q = 0.74 \text{ м}^2 \text{ см}^{-2}$ для *Pinus sylvestris* (Hari et al., 1985), получаем из его данных оценку $f_S < 1.9 \cdot 10^{-5} \text{ бар.дек.м.кг}^{-1}$. По другим данным (Heine, 1971) для *Pinus sylvestris*, *Taxus baccata* и

Abies pectinata получаем как среднее значение $f_S = 10^{-5}$ бар.дек.м.кг⁻¹.

Для гидравлического сопротивления единицы площади сосущих корней используем значение $f_R = 0.1$ бар.дек.м²кг⁻¹ (Lohammer et al., 1980).

Удельный вес сухого ствола *Picea abies* равняется 420...480 кг.м⁻³ (Казимиров, Морозова, 1973). Мы пользовались значением $\rho = 450$ кг.м⁻³.

Среднюю толщину заболони принимаем $d = 0.05$ м.

На основе данных для *Pseudotsuga menziesii* $a_1 = 1300$ м.дек⁻¹ и $a_2 = 72$ м.дек⁻¹бар⁻¹ (Waring, Running, 1976). С учетом того, что устьица закрываются полностью около значения $\psi_L = -25$ бар, получаем $a_2 = 52$ м.дек⁻¹.бар⁻¹.

4. Блок азотного обмена

По разным данным (Крамер, Козловский, 1983; Судачкова, 1977 и др.) содержание азота в структурной массе хвои, ствола и сосущих корней составляет соответственно $d_L = 0.01$, $d_S = 0.002$, $d_R = 0.01$.

Коэффициент интенсивности азотного питания k_Q можем определить с помощью условия, что при стационарном росте

$$Q = d_m \frac{dW}{dt}, \quad (6.2.7)$$

где d_m - среднее содержание азота в образующейся биомассе. Принимаем $d_m = 0.004$ и учитываем, что транспирационный коэффициент для *Picea abies* (Лархер, 1978)

$$E/(dW/dt) = 230 \text{ кг}(\text{H}_2\text{O}) \cdot \text{кг}(\text{CH}_2\text{O})^{-1}. \quad (6.2.8)$$

Теперь, принимая величину половины внутренней насыщающей концентрации азота при корневом питании $\eta_k = 0.001$ кг.кг⁻¹, и пользуясь значениями $[N] = 0.003$ кг.кг⁻¹, $[C_R] = 0.005$ кг.кг⁻¹ и $W_R = 2.3$ кг, получаем из (5.5.1) $k_Q = 0.002$ м².

5. Блок дыхания

На основе работы Ф.Пеннинг де Фриза (Penning de Vries, 1973) получаем $r_{tR} = 4.7 \text{ кг}(\text{CH}_2\text{O})\text{кг}(\text{N})^{-1}$ (Б.Вин (Veen, 1980) дает значение $2.2 \text{ кг}(\text{CH}_2\text{O})\text{кг}(\text{N})^{-1}$), и учитывая кроме того измерения Л.Хоу и Дж.Торнли (Ho, Thornley, 1978), принимаем $r_{tL} = 0.1 \text{ кг}(\text{CH}_2\text{O})\text{кг}(\text{CH}_2\text{O})^{-1}$. Значением структурного выхода измерено у *Pinus rigida* $\gamma_g = 0.76$ (Ledig et al., 1976) и у *Pinus sylvestris* $\gamma_g = 0.80$ (Szaniawski, 1981). Учитывая также другие работы (Торнли, 1982; Penning de Vries, 1973), получаем $r_g = 0.32$. Пользуясь данными работы О.Кулл и Т.Фрей (1984) и др., а также учитывая нормальные величины концентраций фондов, оценим $r_{mS} = 0.02 \text{ кг}(\text{CH}_2\text{O})\text{дек}^{-1}\text{м}^{-2}\text{К}^{-1}$, $r_{mR} = 0.3 \text{ дек}^{-1}\text{К}^{-1}$ и $r_{mL} = 0.014 \text{ дек}^{-1}\text{К}^{-1}$.

6. Блок опада.

Средней продолжительностью жизни листьев принято $s = 6$ лет соответственно данным для *Picea abies* (Смирнов, 1960; Д.Фрей, 1981).

Продолжительность жизни сосущих корней у ели в среднем 3.5 года (Абрашко, 1971). На основе этого (вычисляя с учетом длины вегетационного периода 21 дек) получаем $k_{VR} = 0.01 \text{ дек}^{-1}$.

7. Блок роста и динамики фондов.

Живыми клетками ствола являются клетки флоэмы и камбия, а также паренхимные и эпителиальные клетки древесины. Суммарная сухая масса этих клеток составляет по нашим приближенным оценкам не более $w_S = 2.5 \text{ кг}\cdot\text{м}^{-2}$. Увеличение значения данного параметра влияет главным образом на абсолютную величину фонда ассимилятов ствола и тем самым стабилизирует вычисления, что немаловажно при использовании относительно длинного шага по времени.

Учитывая то, что процессы роста более чувствительны к дефициту воды нежели фотосинтез (И.Бихеле и др., 1980), следует принимать $b_G > b_R$. Поэтому принимаем $b_G = 0.05 \text{ бар}^{-1}$.

По расчетам А.Эттингена (Oettingen, 1879), для распускания почек у *Picea abies* требуется сумма температур $T_{L1} = 249 \text{ К}$ в среднем. Принимаем $T_{L1} = 250 \text{ К}$. Учитывая длину периода роста побегов (Скупченко, 1985), оценим $T_{L2} = 850 \text{ К}$.

На основе данных о площади толстых корней ели получаем приблизительно $u = 30$.

Учитывая данные о приросте у ели (например Дылис, Носова, 1977 и др.) и нормальные концентрации ассимилятов и подвижного азота в растении (Zimmermann, Brown, 1980 и др.), а также ис-

пользуя результаты вычислений с помощью предыдущей версии модели РУУ, получаем $k_L = 0.08 \text{ К}^{-1}$, $k_S = 0.13 \text{ кг.дек}^{-1} \text{ м}^{-2} \text{ К}^{-1}$, $k_A = 0.04 \text{ кг.дек}^{-1} \text{ м}^{-2} \text{ К}^{-1}$, $k_R = 0.004 \text{ дек}^{-1} \text{ К}^{-1}$ и $k_H = 0.16 \text{ м.дек}^{-1} \text{ К}^{-1}$. Учитывая реальные значения подвижного азота в тканях хвойных, используем значением половины насыщающей концентрации азота для роста $n_x = 0.003 \text{ кг.кг}^{-1}$.

6.3. Определение начальных значений фазовых переменных

Основной вариант начальных значений фазовых переменных, который использовался при вычислениях, приведен в табл. 6.4 с обозначением I. Это соответствует примерно 20-летней ели (Палуметс, 1984). Кроме того, использовались и значения II (таблица 6.4), соответствующие 80-летней ели (Фрей, Кулл, 1985, 1985а), а также значения III (таблица 6.4), полученные в численном эксперименте в качестве промежуточного значения при стационарном росте. Для уточнения заметим, что фазовыми переменными в модели используются не концентрации ($[C_L]$, $[C_S]$, $[C_R]$ и $[N]$), а массы соответствующих фондов. Концентрации используются в качестве начальных значений лишь из-за удобства и большей наглядности, на их основе сразу перед основным циклом интегрирования вычисляют начальные значения самих фазовых переменных (т.е. массы фондов). Следует также отметить, что выбор начальных значений концентраций фондов может быть практически произвольным, так как они через быстрый переходный процесс (который длится обычно не более 5 дек) выходят на стационарные значения. Данное свойство этих переменных может быть использовано и в вычислительных целях, а именно, оно допускает использование метода квазистационарных концентраций для ускорения интегрирования без потери в точности расчётов (Жаботинский, 1974). В использованной программе методом квазистационарных концентраций вычислялись $[C_L]$ и $[C_R]$. В таком случае начальные значения этих переменных вообще не требуются.

Учитывая структуру модели, следует в качестве начальной величины ввести также распределение хвои по возрастам. Обычно для

Таблица 6.4

Начальные значения для фазовых переменных
модели РУУ-1

Обозначение	I	II	III	Единица измерения	Название
W_L	1.38	34	15.6	кг	масса листьев
W_S	3.58	775	260.4	кг	масса ствола и ветвей
W_A	1.00	116	47.7	кг	масса толстых корней
W_R	.20	5	1.4	кг	масса тонких корней
$[C_L]$.25	.25	.2	кг.кг ⁻¹	концентрация фонда ассимилятов листьев
$[C_S]$.18	.18	.07	кг.кг ⁻¹	концентрация фонда ассимилятов ствола и ветвей
$[C_R]$.17	.17	.06	кг.кг ⁻¹	концентрация фонда ассимилятов корней
$[N]$.003	.003	.005	кг.кг ⁻¹	концентрация фонда подвижного азота
H	5	29	20	м	высота дерева
T	20	80	70	год	возраст дерева

этого использовалось допущение о линейном уменьшении массы хвои с возрастом, с шагом w_k/T , где $w_k = w_L/(g-1)$. Если введенное распределение оказывается отличающимся от квазистационарного, то в течение приблизительно g лет происходит переходный процесс, после чего устанавливается квазистационарное распределение.

6.4. Методы вычислений и проверки модели

Первая версия модели была реализована на ЭВМ "Электроника ДЗ-28". Основная (вышеописанная) версия модели и основные расчеты сделались на ЭВМ "Apple-II+". Программа написана на языке GBASIC операционной системы Microsoft CP/M.

Интегрирование системы дифференциальных уравнений модели провели в разных вариантах вычислений как методом Эйлера, так и методом Рунге-Кутты второго порядка. Последний метод особо советуется для расчётов подобных динамических моделей (Spain, 1982). Шаг интегрирования, обеспечивающий необходимую точность вычислений, варьировался от 1 до 10 суток. Использовался также метод квазистационарных концентраций для $[C_L]$ и $[C_R]$ (см. гл. 6.3). В таком случае достаточную точность дал шаг по времени 10 суток. Площади ствола и толстых корней (S , S_R , q) вычисляются шагом 1 год.

Программа RUU-1 позволяет общение с ЭВМ в течение расчётов. Например возможно изменение значений любых параметров в произвольные моменты хода роста. Это дает возможность изучения влияния изменения разных факторов (например удобрения, изменения световых условий) на процесс роста дерева. С желаемой частотой печатается в ходе роста на принтере состояние всех основных переменных, описывающих дерево. Во время расчётов на дисплее виден график изменения относительных масс разных органов вычисляемого дерева. Как после расчётов, так и в желаемые моменты в ходе вычислений можно рассматривать и печатать графики ряда других величин (H , D , w_L , w_S , w_A , w_R , $[C_L]$, $[C_S]$, $[C_R]$, $[N]$). Это делает практическое использование программы весьма удобным как исследователю, так и каждому пользователю для решения большого класса количественных

или качественных задач.

Проверка модели может быть произведена как внутренним, так и внешним методом. В данном случае применены оба метода.

Внутренний метод проверки модели состоит, во-первых, в проверке достаточной стабильности модели, и во-вторых, в проверке, чтобы в случае всех значений параметров в пределах их реального варьирования модель также дала реалистические результаты, разумное поведение (динамику) системы. Этот критерий дает возможность также к внутреннему согласованию значений параметров в допустимых известными (измеренными) значениями пределов. Для проверки стабильности модели производился традиционный анализ чувствительности переменных на небольшое изменение значений параметров. Внутреннее согласование параметров возможно лишь в случае объясняющих моделей, которые имеют достаточно мало степеней свободы. В случае же эмпирических моделей, когда коэффициентов много и их значения найдутся на основе прогонки эмпирических кривых, такой метод не имеет смысла. Отличительной чертой данной модели является большая внутренняя связность переменных и биофизический смысл всех переменных и параметров, таким образом и высокая степень целостности. В случае таких целостных объясняющих моделей метод согласования является эффективным. Правда, этот метод весьма трудоемкий, так как производится итерационным методом. В данном случае этот метод использовался для уточнения коэффициентов скоростей роста.

Внешний метод проверки состоит в сопоставлении вычисленных величин и их динамики с данными измерения на биологических объектах. Следует отметить, что в случае ряда известных моделей продукционного процесса таким методом часто не пользовались (например З.Бихеле и др., 1980; Торнли, 1982), так как эти модели достаточно идеализированы и были разработаны не в целях точного описания или имитирования поведения конкретных растений, а с целью исследования внутренних связей между переменными и качественного объяснения поведения объектов. В случае данной модели, которая в основном является также объяснительной, все-таки результаты вычислений были сопоставлены с измеренными кривыми хода роста и динамики распределения ассимилятов, которое показало хорошее совпадение модели с реальностью.

ГЛАВА 7. АНАЛИЗ МОДЕЛИ И РЕЗУЛЬТАТЫ ЧИСЛЕННЫХ ЭКСПЕРИМЕНТОВ

В данной главе представим некоторые результаты численных экспериментов с моделью RUU-1. Конечно, здесь не могут быть представлены результаты всех сделанных численных экспериментов из-за их большого количества. Ведь модель дошла до вышеописанного варианта лишь после развития через длинный ряд усовершенствований, который здесь явно не отражается. Важным результатом на этапах этой работы было получение более адекватных уравнений, лучше отражающих реальные процессы, а также уточнение параметров. Одна версия модели из этой серии была опубликована в 1984 г. под названием RUU (Куль, Куль, 1984). Здесь же излагаются наиболее интересные на наш взгляд результаты, полученные с вышеописанной версией модели RUU-1.

7.1. Динамика состояния дерева в ходе роста

На основе начального состояния дерева, приведенного в табл. 6.4 (I), значений параметров, приведенных в табл. 6.3, и хода входных переменных, представляющих средние погодные условия в Эстонии в районе Тарту (табл. 6.2), вычислялась динамика роста дерева до возраста 180 лет (модельное дерево 1). Полученная многолетняя динамика 16 переменных, отражающих состояние дерева в конце июля каждого года, представлена в табл. 7.1. В табл. 7.2 приведена сезонная динамика 17 величин в трёх точках онтогенеза дерева, показывающая тем самым тенденции изменения сезонной динамики в ходе большого цикла роста. На рис. 7.1-7.6 представлена онтогенетическая динамика некоторых величин модельного дерева 1 (сплошные линии): распределение структурной массы между основными

Таблица 7.1

Многолетняя динамика некоторых переменных дерева
на основе численного эксперимента (значения
конца июля соответствующего года)

Воз- раст дерева	W	W ₀	W _L	W _S	W _A	W _R	C _L	C _S	C _R
20	7	.31	1.4	4	1.0	.20	.189	.095	.090
30	24	.87	3.7	15	3.6	.36	.206	.087	.066
40	65	1.86	8.2	43	9.3	.71	.246	.086	.049
50	138	2.89	13.6	97	19.5	1.13	.278	.079	.035
60	235	3.42	16.7	175	33.4	1.40	.290	.066	.025
70	345	3.58	17.8	268	49.2	1.50	.291	.056	.019
80	460	3.52	17.7	366	65.7	1.50	.287	.048	.015
90	576	3.35	17.0	467	82.0	1.44	.281	.041	.012
100	688	3.11	15.8	565	97.5	1.34	.272	.037	.010
110	794	2.81	14.4	659	112.0	1.22	.262	.032	.009
120	893	2.47	12.7	747	125.2	1.09	.250	.029	.008
130	981	2.10	10.9	826	136.8	.94	.234	.026	.006
140	1057	1.70	8.9	895	146.5	.78	.216	.022	.005
150	1119	1.29	6.9	953	154.4	.61	.192	.019	.004
160	1166	.89	4.8	997	160.1	.43	.163	.015	.003
170	1197	.54	3.0	1028	163.9	.25	.128	.011	.001
180	1216	.28	1.6	1047	165.9	.11	.089	.007	.000

Продолжение таблицы 7.1

Воз- раст дерева	[N]	P/R	P/W _L	Ψ _L	Ψ _R	H	D
20	.00240	1.105	.135	-5.69	-1.35	5.00	.045
30	.00242	1.448	.123	-7.51	-1.88	8.40	.072
40	.00362	1.530	.110	-9.36	-1.84	11.75	.102
50	.00480	1.556	.100	-10.71	-1.74	15.15	.135
60	.00533	1.575	.096	-11.26	-1.70	18.17	.165
70	.00529	1.597	.096	-11.36	-1.72	20.73	.191
80	.00497	1.618	.096	-11.27	-1.79	22.91	.213
90	.00454	1.639	.098	-11.08	-1.88	24.79	.231
100	.00407	1.658	.099	-10.83	-1.99	26.41	.246
110	.00360	1.677	.102	-10.51	-2.12	27.83	.259
120	.00315	1.694	.104	-10.13	-2.27	29.06	.270
130	.00272	1.708	.108	-9.68	-2.45	30.13	.279
140	.00231	1.720	.111	-9.14	-2.68	31.03	.286
150	.00195	1.727	.116	-8.53	-2.99	31.77	.291
160	.00164	1.727	.120	-7.88	-3.45	32.34	.295
170	.00140	1.721	.124	-7.33	-4.17	32.74	.298
180	.00125	1.704	.125	-7.18	-5.40	32.99	.300

Таблица 7.2

Сезонная динамика некоторых переменных
в разные фазы онтогенеза дерева на основе
численного эксперимента

	w_o	$[C_L]$	$[C_S]$	$[C_A]$	$[N]$	Ψ_L	Ψ_A	Δw_A
30 лет								
апрель	.00	.221	.118	.135	.00261	-3.66	-.92	.0026
май	.34	.206	.090	.101	.00253	-6.00	-1.58	.0059
июнь	.87	.184	.073	.059	.00231	-7.27	-1.87	.0048
июль	.87	.206	.087	.066	.00242	-7.51	-1.88	.0049
август	.87	.198	.091	.074	.00253	-6.03	-1.45	.0059
сент.	.87	.177	.096	.091	.00261	-4.34	-.94	.0048
окт.	.87	.163	.100	.113	.00267	-3.11	-.62	.0027
80 лет								
апрель	.00	.296	.085	.101	.00510	-6.61	-1.04	.0158
май	1.43	.252	.057	.031	.00508	-9.66	-1.55	.0217
июнь	3.52	.241	.034	.009	.00497	-11.04	-1.76	.0078
июль	3.52	.287	.048	.015	.00497	-11.27	-1.79	.0087
август	3.52	.263	.046	.018	.00498	-9.54	-1.50	.0153
сент.	3.52	.226	.047	.027	.00499	-7.35	-1.08	.0148
окт.	3.52	.194	.055	.049	.00501	-5.62	-.78	.0110
160 лет								
апрель	.00	.154	.023	.036	.00166	-5.29	-2.32	.0054
май	.34	.139	.019	.008	.00165	-6.88	-2.98	.0053
июнь	.89	.140	.014	.002	.00164	-7.70	-3.34	.0014
июль	.89	.163	.015	.003	.00164	-7.88	-3.45	.0018
август	.89	.146	.015	.004	.00163	-6.83	-3.00	.0024
сент.	.89	.123	.015	.006	.00163	-5.68	-2.47	.0028
окт.	.89	.102	.017	.014	.00163	-4.85	-2.12	.0027

Окончание таблицы 7.2

	P/W _L	E/W _L	Q/W _A	A _m	A _g	P/A	H	D	P+Q
30 лет									
апрель	.111	23.2	.00273	.10	.017	3.20	8.08	.0692	.38
май	.119	40.0	.00415	.24	.071	1.44	8.24	.0692	.45
июнь	.129	43.7	.00331	.24	.092	1.67	8.40	.0692	.55
июль	.123	45.0	.00294	.31	.055	1.45	8.40	.0700	.53
август	.104	34.7	.00287	.31	.040	1.29	8.40	.0708	.45
сент.	.073	22.5	.00203	.24	.031	1.15	8.40	.0714	.32
окт.	.042	13.8	.00144	.14	.017	1.19	8.40	.0717	.18
80 лет									
апрель	.096	20.0	.00454	.51	.109	2.75	22.71	.2109	1.71
май	.096	32.5	.00390	.86	.379	1.50	22.83	.2110	1.86
июнь	.103	34.8	.00123	.69	.385	2.04	22.92	.2111	2.19
июль	.096	35.3	.00118	1.03	.233	1.62	22.92	.2115	2.05
август	.085	28.3	.00184	1.08	.230	1.38	22.92	.2121	1.81
сент.	.063	19.2	.00172	.83	.182	1.32	22.92	.2125	1.34
окт.	.037	12.2	.00169	.48	.103	1.38	22.92	.2127	.80
160 лет									
апрель	.103	21.4	.00116	.14	.034	2.94	32.29	.2951	.52
май	.114	38.6	.00080	.27	.117	1.60	32.31	.2951	.62
июнь	.127	43.1	.00019	.25	.134	1.95	32.34	.2951	.75
июль	.120	44.1	.00021	.33	.084	1.73	32.34	.2952	.71
август	.100	33.3	.00024	.32	.086	1.47	32.34	.2953	.59
сент.	.069	21.0	.00025	.23	.064	1.39	32.34	.2954	.41
окт.	.039	12.7	.00030	.13	.034	1.45	32.34	.2954	.23

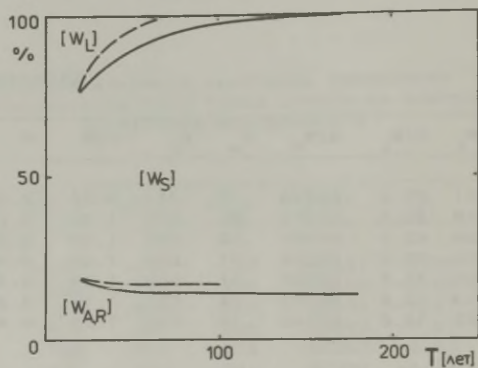


Рис. 7.1. Динамика распределения структурной массы дерева между листвою (W_L), стволом (W_S) и корнями ($W_A + W_R$). См. объяснение к рис. 7.2.

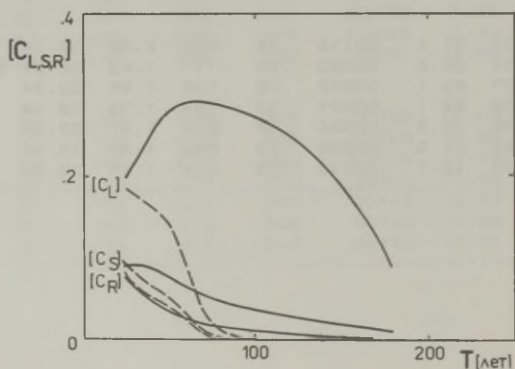


Рис. 7.2. Динамика концентраций фондов ассимилятов листвы [C_L], ствола [C_S] и корней [C_R]. Сплошная линия – в нормальных условиях, $N_0 = 15 \text{ мг.л}^{-1}$ (модельное дерево 1); прерывистая линия – при азотном дефиците, $N_0 = 9 \text{ мг.л}^{-1}$ (модельное дерево 2). Т – возраст дерева.

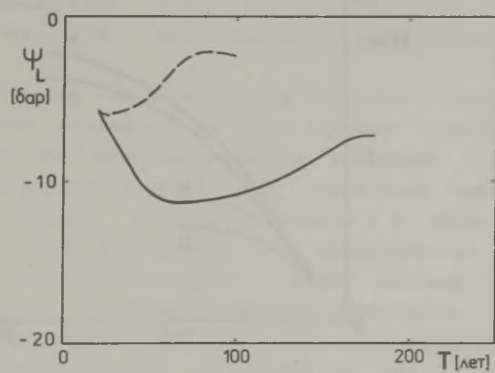


Рис. 7.3. Динамика среднего потенциала воды в листьях. См. объяснение к рис. 7.2.

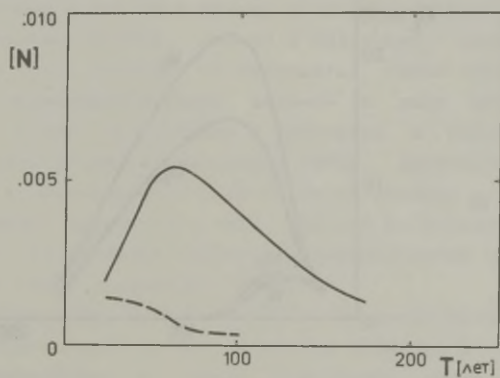


Рис. 7.4. Динамика концентрации фонда азота. См. объяснение к рис. 7.2.

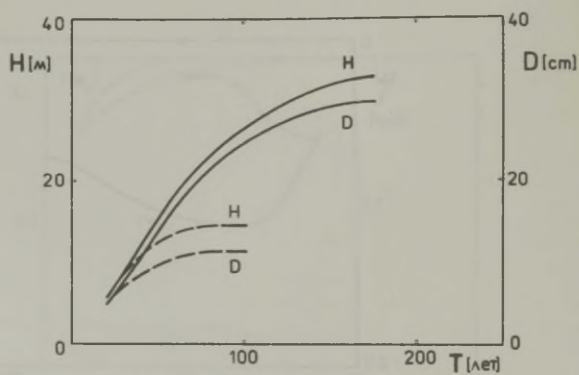


Рис. 7.5. Ход роста высоты (H) и среднего диаметра ствола (D). См. объяснение к рис. 7.2.

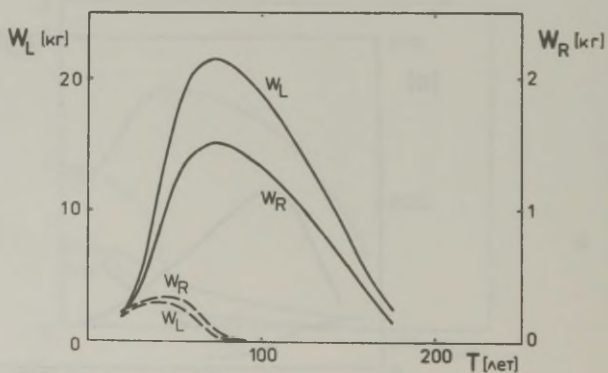


Рис. 7.6. Ход массы листьев (W_L) и мелких корней (W_R). См. объяснение к рис. 7.2.

органами (рис. 7.1), концентрации фондов ассимилятов в разных органах (рис. 7.2), потенциал воды в листьях (рис. 7.3), концентрация азотного фонда (рис. 7.4), ход роста высоты и среднего диаметра ствола (рис. 7.5), массы листвы и тонких корней (рис. 7.6).

Все эти полученные численные оценки могут быть сопоставлены с реальной динамикой, измеренной на живых деревьях в естественных условиях. Однако при этом встречаются серьезные трудности, связанные с одной стороны с отсутствием достаточно комплексных экспериментов в природе, а с другой стороны и с упрощенностью модели. Известно, что в физиологии и в экофизиологии гораздо лучше могут быть интерпретированы и более ценными являются результаты отдельных хорошо планированных комплексных экспериментов, чем статистические средние большого количества отдельных несвязанных измерений. Однако из литературы нам не известны комплексные эксперименты, в которых у одного и того же дерева в течение достаточно долгого периода были бы измерены значения хотя бы всех тех величин, которые являются фазовыми переменными данной модели. Кроме того, следует заметить, что в ходе роста обычно изменяются световые условия как каждого отдельного дерева в древостое, так и среднего дерева древостоя. К сожалению, при представлении данных о динамике разных величин в зависимости от возраста (или величины) дерева, данные о различиях, например, в световых условиях, как правило, не приводятся. Кроме того, проблемы измерения экофизиологических величин в ходе онтогенеза деревьев вообще слабо разработаны в сравнении с аналогичными проблемами сезонной динамики (Wareing, 1970). Дополнительно к этому, сезонная динамика многих величин тесно связана с метеорологическими условиями конкретного года, данные о которых в биохимических работах по сезонной динамике физиологических процессов часто отсутствуют (напр. Судачкова, 1977).

В случае же интерпретации вычисленной динамики фондов ассимилятов и подвижного азота встает серьезная проблема в связи с тем, что рассматриваемые в модели однородные фонды реально состоят из большого количества весьма разных органических веществ, которые участвуют в сложной сети биохимических реакций. Столь упрощенное описание этих фондов явно может оказаться причиной больших разногласий между данными экспериментов и

модели. Тем не менее, подобное модельное описание названных фондов отражает сегодняшнее положение в моделировании роста растений. Пока неизвестны функциональные модели роста целого растения, в которых удалось бы намного более подробно и адекватно описать эти фонды. Но как ни странно, такое предельно упрощенное описание состава фонда ассимилятов все-таки позволило получить разумные и в определенной мере адекватные результаты (И.Бихеле и др., 1980; Торнли, 1982; Молдау, 1984). Это указывает на принципиальную возможность описывать сложный коннекс биохимических реакции большими блоками, и ставит важную специальную проблему наиболее адекватного и обоснованного выделения групп веществ растения, обладающих единой суммарной динамикой.

Несмотря на все названные принципиальные трудности, определенные сопоставления результатов численных экспериментов с данными природных экспериментов и измерений все-таки возможны и даже полезны и необходимы.

Приведем сперва здесь некоторые доводы, показывающие, что ряд важных основных величин, вычисляемых моделью, хотя бы качественно, а в ряде случаев также и количественно более-менее правильно отражают действительный ход процессов у хвойных деревьев.

Во-первых, полученные с моделью кривые хода роста высоты, среднего диаметра и массы ствола, если сравнивать с лесоводческими таблицами хода роста (напр. Krigul, 1969; Тарро, 1982), можно считать реалистическими. На рис. 7.7 сопоставлены данные из таблицы хода роста с кривыми роста двух модельных деревьев. При этом модельное дерево 3, ход роста которого с большой точностью совпадает с табличными данными Варгас де Бедемара, отличается от дерева I лишь тем, что растет на более сухой почве (конкретно, среднемесячные значения потенциала воды в почве от апреля до октября равны числам: -0.75 , -0.9 , -1.05 , -1.2 , -1.05 , -0.95 , -0.8 бара). Другие примеры адекватности кривых хода роста, полученные с моделью RUU, приводились в нашей статье (Куль, Куль, 1984).

Сравним также расчетный ход среднего радиального прироста ствола с результатами измерений (рис. 7.8). Видно, что модель дает качественно правильную картину (с максимумом в молодом воз-

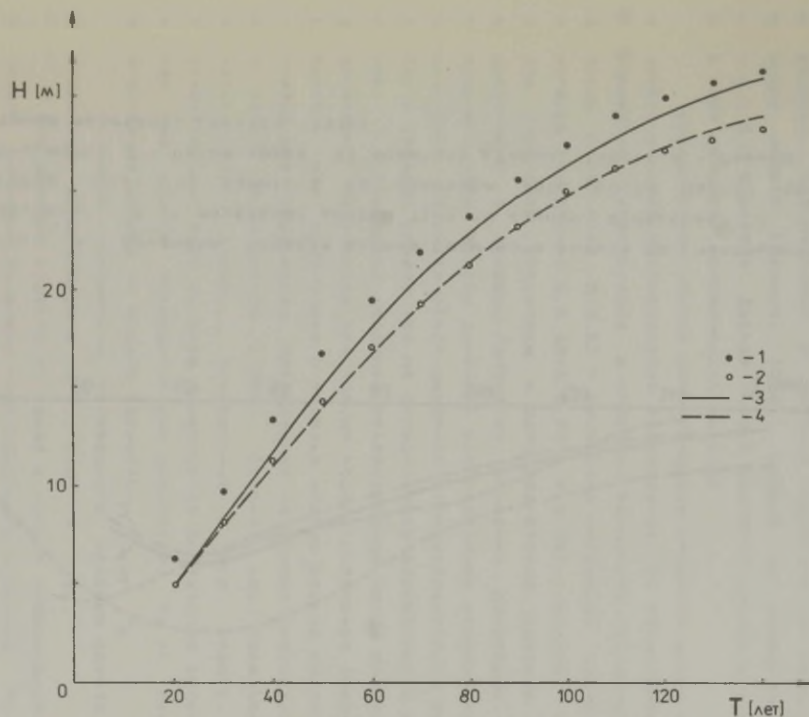


Рис.7.7. Ход роста в высоту у ели по таблицам хода роста Варгаса Бедсмара (1 - I бонитет; 2 - II бонитет) и по модельным расчетам (3 - модельное дерево 1; 4 - модельное дерево 3).

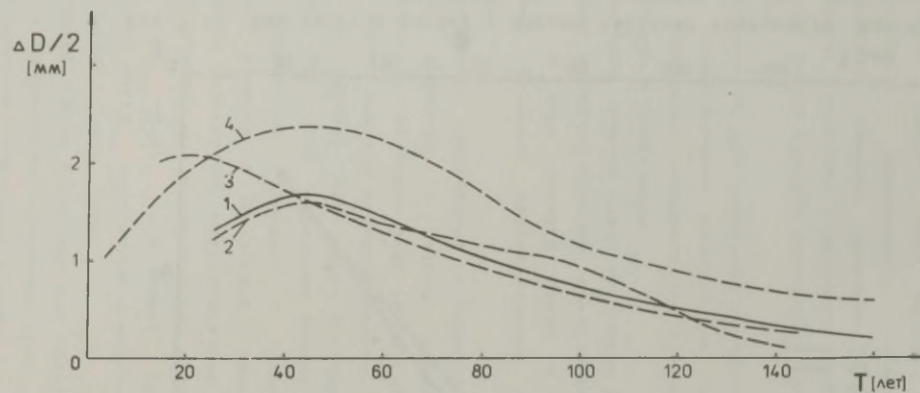


Рис. 18. Динамика средней ширины годичного кольца по модельным расчетам: 1) - модельное дерево 1) и по данным измерений: 2 - *Picea abies* II бонитета по таблицам хода роста Варгас де Бедмара; 3 - *Picea abies* II бонитета (Тарро, 1982); 4 - *Pseudotsuga menziesii* (Fritts, 1976).

расте), и более того, результат близок к реальности также и количественно.

В известных нам предыдущих экофизиологических моделях роста деревьев такая близость расчетных и действительных кривых роста ствола не была достигнута. Поэтому до сих пор для количественно адекватного описания соответствующих кривых роста использовались лишь разные эмпирические или полуэмпирические формулы, или же формулы, обоснованные с помощью теоретических представлений о форме ствола (Кофман, 1986), однако не связанные с ростом целого дерева. Данная работа является этапом к использованию в этой цели уже динамических моделей.

Существенной чертой данной модели является отказ от эмпирических функций распределения ассимилятов. Их роль косвенно играют параметры, участвующие в описании механизма транспорта ассимилятов (уравнение 5.3.9) и механизма регуляции роста отдельных органов (уравнения 5.8.18–5.8.20 и 5.8.22). Однако, так как все эти уравнения соединены в одно достаточно сложное целое, то невозможно с помощью изменения значений некоторых параметров получить любые версии динамики распределения ассимилятов. Поэтому получение реалистической динамики относительного (и абсолютного) роста органов укажет уже на определенную адекватность модели. На рис. 7.1 приведена динамика распределения массы между основными органами, полученная при помощи модели (сплошные линии). Оказывается, что полученные с моделью кривые весьма близки к средним кривым для *Picea abies*, приведенные на основе литературных данных в работе Я.Палуметса (1984). Однако, как показывает анализ литературных данных, приведенных в его работе, значения относительных масс органов варьируются достаточно сильно, и так как они обычно приводятся для древостоя, то их приложение к отдельному дереву не вполне корректно.

Основные показатели углеродного баланса дерева близки к величинам, приведенным в гл.4.1 (см. гл. 7.4).

Ряд доводов существует также в пользу правдоподобности полученной сезонной динамики продукционного процесса. Прежде всего это относится к изменению общей интенсивности метаболизма (дыхания и фотосинтеза) в течение года (табл. 7.2), связанное с сезонными изменениями температуры воздуха и интенсивности радиации (Крамер, Козловский, 1983). Как по модельным расчётам (табл.

7.2), так и по данным измерений (Linder, Troeng, 1980), максимум дыхания оказывается в июле. Кроме того, правдоподобным является ход потенциала воды в листьях и интенсивности транспирации, связанный с сезонной динамикой дефицита насыщения водяного пара в воздухе и потенциалом воды в почве.

Концентрация фонда азота имеет в численном эксперименте минимум в июне, так же как и по данным измерения у *Pinus sylvestris* (Aronsson, Elowson, 1980). Концентрация фонда ассимилятов имеет по модельным расчётам максимум весной, затем падает и повышается снова к осени (табл. 7.2). Такая картина хорошо подтверждается экспериментальными данными (Воробьева, 1982; Водянова, 1982; Судачкова, 1977; MacLean, Robertson, 1981). Интересна и весьма правдоподобна также полученная динамика прироста мелких корней, с максимумами весной и во второй половине лета и с депрессией в середине лета. Интересно, что у молодого дерева летняя депрессия не выражается (табл. 7.2). Кроме того, у большого дерева скорость роста корней падает относительно позже чем скорость роста ствола, что также подтверждается измерениями (Крамер, Козловский, 1983).

Таким образом, динамика ряда основных интегральных величин продукционного процесса дерева, полученная моделью, соответствует известным данным измерений. Это дает основание серьезно относиться и к полученной динамике тех величин, о которых меньше экспериментальных данных. Во всяком случае можно сказать, что данной моделью можно пользоваться в качестве средства разработки рабочих гипотез для дальнейшей экспериментальной работы. Отсутствие подобных средств до сих пор на наш взгляд сильно тормозило развитие экофизиологии целых деревьев.

7.2. Анализ чувствительности модели

Важным шагом анализа модели биосистемы, а также существенным ее результатом является вычисление относительных коэффициентов чувствительности переменных на малое изменение значений параметров и входных переменных. Коэффициенты чувствительности S_{ij} вычисляются в виде

$$S_{ij} = (\Delta Y_i / Y_i) / (\Delta O_j / O_j), \quad (7.2.1)$$

где O_j - значение параметра j , ΔO_j - его приращение, Y_i - значение переменного i при O_j и ΔY_i - его приращение в ответ на приращение параметра ΔO_j . Матрица коэффициентов чувствительности данной модели приведена в табл. 7.3. Заметим, что если число параметров в модели строго ограничено, то число переменных потенциально практически бесконечно; ведь разными переменными в данном смысле можно считать все фазовые и промежуточные переменные отдельно на всех разных моментах онтогенеза. В табл. 7.3 выбраны лишь наиболее важные и легко интерпретируемые из них. W_0 обозначает массу хвои текущего года.

Получение матрицы коэффициентов чувствительности связано с большим объемом вычислений, так как для каждого параметра i требуется отдельная прогонка модели. Поэтому в табл. 7.3 даны значения коэффициентов чувствительности лишь для двух точек онтогенеза - для 30-40 летнего (верхнее число) и 100-110 летнего (нижнее число) дерева. При вычислениях основывались на значениях величин модельного дерева 1.

В табл. 7.3 представлены все параметры модели, кроме k_{FL}^* , k_{FR} , T_{L1} и T_{L2} . Причины опускания k_{FL} и k_{FR} приведены в гл.6.2. Причиной исключения из анализа чувствительности параметров T_{L1} и T_{L2} является то, что временной шаг в модели является относительно длинным (10 суток) и поэтому невозможно рассматривать влияние

Таблица 7.3

Коэффициенты чувствительности переменных
по параметрам модели RUU-1

Параметр	w_o	w_s	w_A	w_R	$[C_L]$	$[C_S]$	$[C_R]$	$[N]$	H	D
k_I	-2.11 -1.27	-.91 -.16	-.90 -.16	-1.59 -1.32	-.89 -.71	-1.04 -1.26	-.76 -1.40	-1.22 -.25	-.25 -.05	-.33 -.06
k_e	-2.07 -1.25	-.89 -.16	-.88 -.16	-1.56 -1.30	-.88 -.69	-1.02 -1.24	-.74 -1.37	-1.19 -.25	-.24 -.04	-.33 -.06
L	-2.07 -1.25	-.89 -.16	-.88 -.16	-1.56 -1.30	-.88 -.69	-1.02 -1.24	-.74 -1.37	-1.19 -.25	-.24 -.04	-.33 -.06
P_o	3.26 1.95	1.38 .24	1.37 .25	2.42 1.97	1.35 1.07	1.58 1.94	1.18 2.18	1.84 .40	.37 .07	.50 .09
b_P	-1.36 -1.15	-.51 -.13	-.51 -.14	-.92 -1.06	-.63 -.68	-.82 -1.30	-.81 -1.70	-.67 -.17	-.12 -.03	-.20 -.05
k_{FC}	.36 .26	.02 .02	.15 .05	.46 .65	-.43 -.49	-.09 .13	.44 1.01	.45 .24	-.01 0	.01 .01
w_F	.12 .11	-.01 .01	.04 .02	.14 .28	-.19 -.23	-.06 .05	.14 .42	.13 .10	-.02 0	.01 0
k_F	.12 .11	-.01 .01	.04 .02	.14 .28	-.19 -.23	-.06 .05	.14 .42	.13 .10	-.02 0	.01 0
e_L	-1.05 -1.09	-.30 -.09	-.29 -.09	-.61 -.84	-.31 -.38	-.52 -.83	-.67 -1.20	.01 .06	-.12 -.03	-.09 -.03
e_R	1.02 .39	.34 .03	.31 .02	.53 .14	.31 .18	.16 .12	-.07 .01	1.00 .25	.08 .01	.13 .01
f_S	-1.26 -.96	-.34 -.07	-.33 -.07	-.70 -.69	-.28 -.24	-.43 -.68	-.54 -1.07	-.69 -.17	-.13 -.03	-.11 -.02
f_R	-.40 -.26	-.15 -.02	-.14 -.02	-.22 -.15	-.17 -.16	-.13 -.14	-.03 -.08	-.15 0	-.04 -.01	-.06 -.01
g	-1.45 -.59	-.46 -.06	-.58 -.07	-1.04 -.51	-.10 .01	-.18 -.05	-.22 .04	-.59 .02	-.04 0	-.70 -.52
d	0 .73	0 .05	0 .05	0 .52	0 .18	0 .52	0 .81	0 .13	0 .02	0 .02

Пара-метр	W_O	W_S	W_A	W_R	$[C_L]$	$[C_S]$	$[C_R]$	$[N]$	H	D
a_1	-1.56 -1.77	-.44 -.15	-.41 -.14	-.87 -1.33	-.45 -.61	-.78 -1.37	-1.07 -2.06	0 .09	-.18 -.06	-.13 -.05
a_2	.53 .72	.13 .06	.12 .06	.27 .51	.15 .24	.27 .57	.42 .90	.01 -.03	.06 .02	.04 .02
d_L	-.25 -.09	-.08 0	-.08 0	-.14 -.03	-.06 -.02	-.01 .01	.03 .01	-.36 -.16	-.02 0	-.03 0
d_S	-.12 -.07	-.04 0	-.04 0	-.07 -.03	-.03 -.02	-.01 .01	.01 .01	-.16 -.11	-.01 0	-.01 0
d_R	-.03 -.01	-.01 0	-.01 0	-.02 0	-.01 0	0 0	0 0	-.03 -.01	0 0	0 0
k_Q	.62 .13	.19 0	.18 0	.31 0	.14 .03	.03 -.01	-.10 -.06	.85 .24	.04 0	.08 0
n_k	-.15 -.03	-.05 0	-.05 0	-.08 0	-.04 -.01	-.01 0	.02 .01	-.20 -.05	-.01 0	-.02 0
r_R	-.07 -.02	-.13 -.03	-.10 -.02	-.13 -.11	-.04 -.02	-.12 -.15	-.02 -.07	-.06 -.01	-.05 -.01	-.04 -.01
r_{mL}	-.18 -.08	-.15 -.03	-.14 -.03	-.25 -.25	-.12 -.12	-.15 -.24	-.16 -.34	-.17 -.05	-.04 -.01	-.05 -.01
r_{mS}	-.18 -.17	-.15 -.03	-.15 -.04	-.26 -.48	-.07 -.09	-.15 -.20	-.12 -.76	-.18 -.14	-.05 -.01	-.05 -.01
r_{mR}	.57 -.18	-.18 -.01	-.31 -.03	-.72 -.42	-.21 -.08	-.06 -.03	-.32 -.39	-.63 -.16	-.04 0	-.07 0
r_{tL}	-.08 -.03	-.07 -.01	-.07 -.01	-.11 -.10	-.05 -.04	-.06 -.08	-.05 -.10	-.08 -.02	-.02 0	-.02 0
r_{tR}	-.04 -.03	-.01 0	-.02 0	-.05 -.06	-.01 -.01	0 -.01	-.02 -.04	-.04 -.03	0 0	0 0
s	1.23 .63	.59 .10	.61 .11	1.03 .81	.59 .50	.59 .75	.22 .50	1.12 .38	.13 .02	.22 .04
k_{VR}	-.26 -.17	-.07 -.01	.02 0	-.60 -.70	-.05 -.08	-.06 -.07	.32 .39	-.19 -.04	-.02 0	-.02 0
w_S	.26 .13	.05 .01	-.04 -.01	.67 .59	.08 .07	.12 -.08	-.60 -.52	.19 .01	.03 .01	.01 0
b_G	-1.03 -1.26	-.23 -.06	-.10 -.03	-.21 -.39	-.31 -.42	-.16 -.40	-.01 -.28	-.11 .04	-.13 -.04	-.05 -.01

Пара- метр	w_o	w_s	w_A	w_R	$[C_L]$	$[C_S]$	$[C_R]$	$[N]$	H	D
k_L	.2.04 1.46	.32 .04	.35 .05	.68 .51	.58 .45	.72 .74	.37 .58	.65 .04	.04 0	.14 .02
k_S	.14 -.10	.33 .05	-.31 -.07	-.26 -.33	-.17 -.08	-.44 -.54	.39 -.10	-.30 -.17	-.14 -.03	.24 .04
k_A	.11 -.01	0 0	.76 .13	.18 .01	-.01 0	.01 0	-.21 -.09	-.04 -.02	0 -.01	0 -.01
k_R	.32 .16	.08 .01	-.03 0	.77 .66	.06 .08	.07 .07	-.42 -.37	.22 .03	.02 0	.03 0
k_H	-.59 -.10	-.08 0	-.13 -.01	-.32 -.07	-.01 0	-.23 -.08	-.42 -.15	-.30 -.03	.24 .05	-.16 -.03
u	.16 -.01	.02 0	.66 .10	.69 .24	-.01 0	.05 .04	-.70 -1.12	0 -.14	.01 0	.01 0
n_x	-.90 -.63	-.32 -.04	-.31 -.04	-.51 -.34	-.22 -.20	-.08 -.08	.13 .05	-.14 .07	-.08 -.01	-.12 -.02
сред- нее	.74 .51	.26 .05	.30 .06	.56 .50	.27 .24	.30 .40	.33 .58	.40 .18	.08 .02	.14 .03

Продолжение таблицы 7.3

Пара- метр	E/W_L	A_m	A_g	Q/W_R	P/R	P/W_L	Ψ_L	Ψ_R	сред- нее
k_{\pm}	.41 .27	-2.14 -1.67	-2.02 -1.45	-1.02 -2.16	.08 .13	-.25 -.38	-.68 -.38	.37 .78	.94 .77
k_e	.40 .27	-2.10 -1.64	-2.00 -1.42	-1.00 -2.12	.08 .13	-.25 -.38	-.67 -.37	.36 .76	.93 .76
L	.40 .27	-2.10 -1.64	-2.00 -1.42	-1.00 -2.12	.08 .13	-.25 -.38	-.67 -.37	.36 .76	.93 .76
P_0	-.61 -.42	3.36 2.59	3.13 2.24	1.61 3.41	-.13 -.20	.39 .57	1.02 .58	-.52 -1.08	1.45 1.18
b_P	.25 .26	-1.48 -1.63	-1.37 -1.43	-1.03 -2.42	.01 .11	-.34 -.46	-.42 -.36	.13 .53	.64 .76
k_{FC}	-.05 -.02	.26 .08	.37 .35	.31 .96	-.05 .05	-.05 -.02	.09 .02	-.30 -.56	.22 .27
w_F	-.01 -.01	.09 .02	.18 .14	.19 .38	-.02 .04	-.01 -.01	.01 .01	-.07 -.24	.08 .12
k_F	-.01 -.01	.09 .02	.18 .14	.19 .38	-.02 .04	-.01 -.01	.01 .01	-.07 -.24	.08 .12
e_L	.92 .95	-1.02 -1.19	-.85 -.97	-.55 -1.31	.03 .08	-.08 -.05	.13 .06	.71 .86	.46 .56
e_R	-.14 -.02	.64 .31	.87 .31	.57 1.01	.06 0	-.14 -.02	.23 .03	-1.03 -1.02	.42 .22
f_S	.05 0	-1.02 -.98	-.98 -.80	-.79 -1.75	0 .06	.05 0	-.08 .01	-.45 -.28	.46 .43
f_R	.01 -.01	-.32 -.27	-.37 -.24	-.17 -.28	-.01 .01	-.01 -.01	-.01 .02	1.10 1.09	.19 .15
g	-.01 -.02	-1.12 -.56	-1.26 -.58	-.70 -.52	-.05 0	-.01 -.02	.02 .03	-.28 -.10	.49 .21
d	0 .01	0 .74	0 .61	0 1.35	0 -.05	0 .01	0 -.01	0 .22	0 .34

Пара- метр	E/W_L	R_m	R_g	Q/W_R	P/R	P/W_L	Ψ_L	Ψ_R	сред- нее
a_1	1.45 1.63	-1.52 -1.95	-1.30 -1.62	-.79 -2.16	.03 .13	-.15 -.10	.25 .14	1.10 1.42	.69 .93
a_2	-.52 -.67	.52 .80	.46 .68	.24 .89	0 -.05	.08 .05	-.13 -.07	-.39 -.56	.24 .38
d_L	.05 .02	-.14 -.04	-.22 -.05	.25 .15	-.02 -.01	.05 .02	-.09 .03	-.01 0	.11 .04
d_S	.03 .01	-.06 -.03	-.10 -.04	.10 .10	-.01 0	.03 .01	-.04 -.02	-.01 0	.05 .03
d_R	.01 0	-.01 0	-.02 0	.02 .01	0 0	.01 0	-.01 0	0 0	.01 0
k_Q	-.13 -.03	.32 .05	.50 .07	.40 .74	.05 .01	-.13 -.03	.22 .04	.06 .06	.24 .08
n_k	.33 .01	-.08 -.01	-.12 -.01	-.09 -.16	-.01 0	.03 .01	-.06 -.01	-.01 -.01	.09 .02
r_g	0 0	-.16 -.11	.84 .80	-.17 -.28	-.07 -.09	0 0	-.01 0	.09 .11	.12 .10
r_{mL}	.02 0	.04 .19	-.34 -.30	-.10 -.34	-.10 -.16	.02 0	-.03 0	.15 .22	.12 .13
r_{mS}	.02 .01	.05 .10	-.26 -.32	-.13 -.80	-.13 -.14	.02 .01	-.03 -.01	.16 .43	.12 .21
r_{mR}	.08 .01	-.34 -.12	-.57 -.15	-.10 -.35	-.01 0	.08 .01	-.13 -.02	.44 .37	.27 .13
r_{tL}	.01 0	0 .06	-.14 -.11	-.02 -.10	-.03 -.05	.01 0	-.01 0	.07 .09	.05 .04
r_{tR}	0 0	-.02 -.02	-.04 -.02	-.01 -.03	0 0	.01 0	-.01 0	.03 .06	.02 .02
s	-.43 -.42	1.67 1.52	1.23 .88	.72 1.71	-.21 -.28	-.43 -.42	.72 .58	.15 -.06	.66 .54
k_{VR}	.02 -.01	-.15 -.14	-.16 -.12	.44 .35	-.04 -.01	.02 -.01	-.03 .01	.50 .65	.17 .15
w_S	-.02 .01	.07 .06	-.23 -.10	-.35 -.06	.17 .09	-.02 .10	.04 -.01	-.60 -.56	.20 .13
b_G	.30 .38	-.54 -.96	-.57 -.59	-.25 -.85	-.06 .07	.30 .38	-.50 -.53	-.37 -.24	.29 .39

Пара- метр	E/W_L	R_m	R_z	Q/W_R	P/R	P/W_L	Ψ_L	Ψ_R	сред- нее
k_L	-.48 -.40	1.37 1.20	1.00 .52	.88 1.34	-.02 -.14	-.48 -.40	.80 .55	.54 .20	.64 .48
k_S	.12 .02	-.07 -.29	.63 .28	.55 -.29	.11 .13	.12 .02	-.20 -.03	.59 .35	.28 .16
k_A	.01 0	.01 0	.19 .11	-.20 -.07	-.03 -.02	.01 0	-.02 0	-.20 -.01	.11 .03
k_R	-.02 .01	.18 .14	.21 .12	-.55 -.33	.05 0	-.02 .01	.03 -.01	-.66 -.62	.21 .15
k_H	-.03 -.01	-.45 -.08	-.47 -.08	-.53 -.19	.01 0	-.03 -.01	.05 .01	-.16 0	.23 .05
u	.01 .02	.12 .04	.25 .10	-.72 -.99	-.01 -.03	.01 .02	-.02 -.03	-.67 -.27	.23 .18
n_x	.20 .17	-.52 -.42	-.73 -.43	-.09 -.21	-.05 .01	.20 .17	-.33 -.23	-.05 .03	.28 .18
сред- нее	.20 .17	.64 .57	.69 .52	.44 .86	.05 .13	.11 .11	.21 .12	.34 .39	.33 .30

небольших различий в сумме температур – сумма температур изменяется большими, декадными шагами.

Средние чувствительности параметров или переменных вычислены из абсолютных значений S_{i1} , без учета знака, поэтому они выражают общую чувствительность данной характеристики.

Самым чувствительным параметром оказывается P_0 – продукционная способность единицы массы листа. Среди параметров, среднее значение которых превышает 0.5, найдем и все другие параметры блока фотосинтеза (k_I , k_g , L , b_F), а также e_L , a_1 , α и k_L , которые все связаны с листьями. Этот результат лишний раз подчеркивает важность изучения листьев деревьев – параметров их роста и фотосинтеза. Именно эти параметры должны быть измерены наиболее точно в экспериментальных исследованиях. В более ранней версии модели роста дерева вместо уравнения роста листьев (5.8.17) использовалось другое уравнение:

$$G_L = k'_L [C_L] [N] W_L (1 + b_{G|L} \psi_L) f_G t_L. \quad (7.2.2)$$

В таком случае рост листы оказывается еще более чувствительной переменной и в связи с этим данное уравнение и было заменено другим (5.8.17), в котором вместо $W_L [C_L]$ стоит P . Это дает листьям в отношении других органов приоритет в снабжении ассимилятами. Это хорошо обосновывается обстоятельством, что новые ассимиляты синтезируются в самих растущих клетках листьев или близко к ним.

Относительно малочувствительными оказываются на основе данного анализа коэффициенты дыхания транспорта (r_{tL} , r_{tA}) и содержание азота в структурной массе (d_R , d_S , d_L), а также некоторые другие параметры – удельная скорость роста толстых корней (k_A), проводимость ситовидных клеток (k_F), коэффициенты дыхания (r_g , r_{mL}), удельное количество флоэмного сока (w_F) и коэффициент самоингибирования азотного питания (n_k). Нулевая чувствительность критической толщины заболони (d) у молодого дерева связано с тем, что диаметр ствола мал и еще не достигалось отделение ядровой древесины от заболони.

Рассматривая тенденции возрастного изменения чувствитель-

ности, можно в некоторых случаях видеть ее уменьшение с возрастом (например все параметры блока роста, кроме чувствительности роста к потенциалу воды, b_g), в других случаях увеличение (например ряд параметров блока водного обмена, в том числе удельная поверхность листьев a_L). Следует подчеркнуть, что из переменных увеличивается средняя чувствительность заметно у тех, которые связаны с корнями ($[C_R]$, Q/W_R , Ψ_R). Относительное увеличение чувствительности с возрастом возрастает в ряду $[C_L]$, $[C_S]$, $[C_R]$. Таким образом, выявляется возрастающая роль водных условий дерева, а также условий жизнедеятельности корней при онтогенезе дерева.

Интересно отметить характер влияния толщины заболони (d) на разные переменные. Мы видим, что увеличение площади сечения проводящей ксилемы положительно влияет на рост и функционирование мелких корней. Это хорошо соответствует наблюдению о сильной корреляции между массой листвы и площади пересечения заболони (см.гл.3.4) и может указывать на возможный механизм данного явления.

В заключение можно сказать, что матрица коэффициентов чувствительности является очень информативной и полезной характеристикой и выявляет интересные свойства модели. Несмотря на то, что она характеризует связи лишь в отдельных точках, ее следует советовать вычислять всегда, когда требуется анализировать свойства и возможности моделей.

7.3. Влияние факторов внешней среды на ростовые процессы дерева

Факторы среды представляются в данной модели шестью входными переменными (см. табл. 6.1, 6.2).

В табл. 7.4 представлены значения коэффициентов чувствительности основных фазовых и промежуточных переменных модели к изменению входных переменных. Матрица коэффициентов чувствительности суммирует информацию о влиянии всех входных переменных на большинство важных переменных модели. Укажем на некоторые наиболее интересные на наш взгляд зависимости, вытекающие из табл. 7.4.

Увеличение температуры влияет положительно на рост надземных органов (W_L , W_S), и отрицательно (или нейтрально) на рост подземных органов, хотя в уравнения прироста всех этих органов фактор температуры входит одинаковым образом (уравнения 5.8.18-5.8.20 и 5.8.22). Повышение температуры влияет отрицательно на концентрации всех фондов, кроме фонда ассимилятов листьев.

Улучшение световых условий ($I_s(t)$, $t_p(t)$) влияет положительно почти на все приведенные показатели, за исключением транспирации (E/W_L).

Увеличение дефицита влаги в воздухе ($a(t)$) уменьшает концентрации фондов ассимилятов, подавляет рост и дыхание. Понижение водного потенциала почвы ($\psi_o(t)$) также влияет отрицательно на весь продукционный процесс.

Почвенный азот ($N_o(t)$) влияет сильно на рост листьев, а также на дыхание. Нулевые значения коэффициентов чувствительности массы ствола и корней к почвенному азоту у 100-110-летнего дерева объясняются тем, что в данных условиях и в данной фазе онтогенеза концентрация азотного фонда является насыщающей для роста этих органов. Следует отметить еще влияние концентрации почвенного азота на потенциал воды в листьях, в связи с известным сходством эффектов азотного и водного дефицита на ряд показателей листьев. Интересно и то, что поведение модели согласуется с известным

Таблица 7.4

Чувствительность основных фазовых и внутренних переменных к изменению входных переменных модели

Пара- метр	w_o	w_s	w_A	w_R	$[C_L]$	$[C_S]$	$[C_R]$	$[N]$	H	D
$\tau_a(t)$.97 .98	.16 .02	.02 -.01	-.20 -.38	.06 .16	-.22 -.27	-.87 -1.61	-.75 -.51	.03 0	.07 .01
$I_s(t)$	2.17 1.30	.93 .16	.92 .17	1.63 1.35	.89 .71	1.04 1.27	.75 1.40	1.24 .27	.25 .05	.34 .06
$t_p(t)$	1.30 .74	.64 .12	.63 .12	1.11 .93	.65 .55	.81 1.09	.79 1.53	.80 .17	.17 .03	.24 .05
$a(t)$	-1.05 -1.09	-.30 -.09	-.29 -.09	-.61 -.84	-.31 -.38	-.52 -.83	-.67 -1.20	.01 .06	-.12 -.03	-.09 -.03
$\psi_o(t)$	-.13 -.09	-.04 -.01	-.04 -.01	-.08 -.07	-.02 -.02	-.04 -.07	-.05 -.11	-.09 -.02	-.02 0	-.01 0
$N_o(t)$.62 .13	.19 0	.18 0	.31 0	.14 .03	.03 -.01	-.10 -.06	.85 .24	.04 0	.07 0
сред- нее	1.04 .72	.38 .07	.35 .07	.66 .60	.35 .31	.44 .59	.54 .99	.62 .21	.11 .02	.14 .03

Продолжение таблицы 7.4

Пара- метр	E/W_L	R_m	R_g	Q/W_R	P/R	P/W_L	Ψ_L	Ψ_R	сред- нее
$T_a(t)$	-.29 -.35	.81 1.15	.34 .18	-.18 -1.01	-.12 -.33	-.29 -.35	.48 .49	.87 .93	.37 .49
$I_s(t)$	-.41 -.28	2.21 1.71	2.08 1.48	1.01 2.18	-.08 -.13	.25 .38	.68 .38	-.38 -.76	.96 .78
$t_P(t)$	-.22 -.14	.95 .45	1.57 1.26	.92 2.00	.15 .22	.11 .19	.37 .19	-.34 -.59	.65 .58
$a(t)$.92 .95	-1.02 -1.19	-.85 -.97	-.55 -1.31	.03 .08	-.08 -.05	.13 .06	.71 .86	.46 .56
$\Psi_a(t)$.01 0	-.11 -.09	-.10 -.07	-.07 -.17	0 .01	.01 0	-.02 0	-.16 -.11	.06 .05
$N_a(t)$	-.13 -.03	.32 .05	.50 .07	.40 .74	.05 .01	-.13 -.03	.22 .04	.06 .06	.24 .08
сред- нее	.33 .29	.90 .77	.91 .68	.52 1.24	.07 .13	.15 .17	.32 .19	.42 .55	.46 .42

фактом о торможении транспорта ассимилятов при повышении уровня азотного питания растений (Чиков, 1987).

На рис. 7.1-7.6. представлены результаты численного эксперимента, имитирующего дефицит почвенного азота (модельное дерево 2, прерывистые линии). Для этого принималось $N_0 = 9 \text{ мг.л}^{-1}$, т.е. на 40 % ниже, чем в другом варианте, все остальные параметры и входные переменные (а также начальное состояние) сходны с модельным деревом 1. Как видно из рис.7.5, в возрасте около 75 лет рост практически прекращается и еще через 5-10 лет масса листвы уменьшается почти до нуля. Сильно падают концентрации всех фондов, а относительно быстрее других в листьях (рис.7.2, 7.4). Масса листьев начинает падать немного раньше, чем масса корней.

В этом эксперименте наблюдаем также увеличение относительной массы корней по сравнению с деревом, растущим на более благоприятной почве (модельное дерево 1, см. рис. 7.1). Увеличение соотношения W_R/W_L хорошо видно также на рис.7.6.

В численных экспериментах со световым дефицитом (при более низком значении L) получена картина, которая очень схожа с предыдущей. Это позволяет сказать, что в обоих случаях действует один и тот же механизм торможения роста, ведущий, в принципе, одним и тем же путем к смерти дерева. В обоих случаях внешними показателями приближения конца жизни является почти параллельное уменьшение массы листвы и мелких корней.

Данная модель позволяет рассматривать также поведение дерева в случае разных изменений внешней среды.

На рис. 7.9-7.12 представлены результаты численного эксперимента с добавлением азотных удобрений. При выращивании модельного дерева 2 (сплошные линии), на 50-ом году его жизни повышается концентрация азота в почвенном растворе от 9 мг.л^{-1} до 30 мг.л^{-1} . В 51-й, 52-й и 53-й годы N_0 равно соответственно 20, 15, 11 мг.л^{-1} , и начиная с 54-ого года жизни приобретает опять первоначальное значение 9 мг.л^{-1} . На рис. 7.9-7.12 приведена динамика разных показателей дерева после удобрения (прерывистые линии). Картина получается очень похожая также в случае, если повышенное значение N_0 сохраняется лишь в течение одного года. Но тогда более заметно последствие удобрения, выражающееся например в увеличении массы листвы еще в течение некоторого времени после восстановления первоначального уровня почвенного

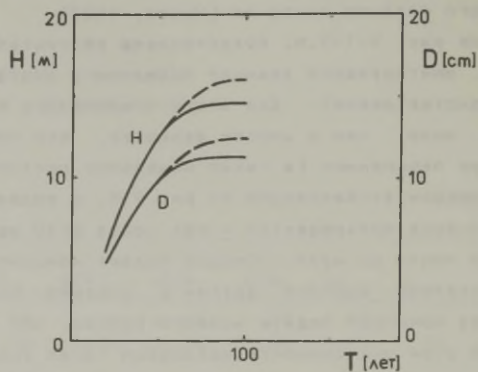


Рис. 7.9. Ход роста высоты (H) и среднего диаметра (D). Сплошная линия - при азотном дефиците (модельное дерево 2); прерывистая линия - то же, после модельного удобрения азотом в возрасте 50 лет.

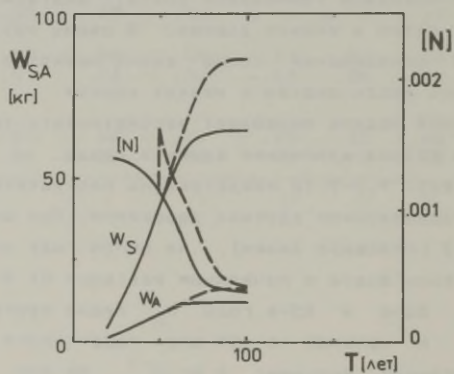


Рис. 7.10. Динамика массы ствола (W_S), толстых корней (W_A) и концентрации фонда азота $[N]$. См. объяснение к рис. 7.9.

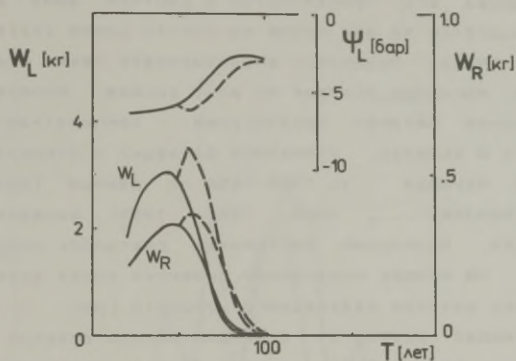


Рис.7.11. Динамика массы листовой (W_L); тонких корней (W_R) и потенциала воды в листьях (Ψ_L). См. объяснение к рис. 7.9.

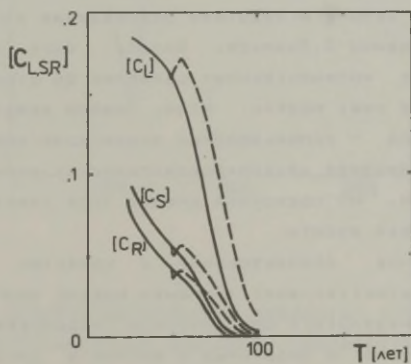


Рис.7.12. Динамика концентраций фондов ассимилятов. См. объяснение к рис. 7.9.

азота. Это объясняется в данных расчетах тем, что азот может запасываться в дереве в подвижной форме; т.е. при благоприятных условиях его прибавляется в азотный фонд дерева больше, чем расходуется за это время на синтез новой структурной массы.

Модель позволяет анализировать также влияние реальной динамики погодных условий на рост дерева. Используя среднемесячные значения четырех показателей – температуры воздуха, дефицита влаги в воздухе, суммарной радиации и относительной длины светового периода – за 1955–1966 по данным Тартуской метеостанции (Справочник ..., 1965; 1966; 1968), вычислялась динамика роста дерева. Начальным состоянием считалось состояние III из табл. 6.4. На основе полученной динамики роста диаметра ствола, вычислялись индексы радиального прироста (рис. 7.13, сплошная линия). Сравнивая результат с дендрохронологической шкалой *Picea abies* Эстонии (рис. 7.13, прерывистая линия), любезно предоставленной авторам для этой цели Э.Лыхмусом, видим заметное сходство этих кривых. Направление изменений совпадает во всех годах, кроме одного (1959). Анализируя возможные причины расхождения в приросте 1959 года, видим, что зима 1958/59 была относительно мягкой, а лето 1959 оказалось сухим. Известно, что зимние минимальные температуры сильно подавляют прирост древесины в последующем сезоне вследствие повреждения хлоропластов от холода (устное сообщение Э.Лыхмуса; Senser, Beck, 1977). Однако из-за недостаточных количественных сведений об этом процессе это пока не включен в нашу модель. Итак, можем делать заключение, что данный подход – использование экофизиологической модели роста дерева при анализе дендрохронологических данных, является очень перспективным, но подробный анализ этой тематики выходит уже за рамки настоящей работы.

В случае использования в качестве значений входных переменных флюктуирующих значений вокруг многолетнего среднего, получаем в результате определенное (небольшое) увеличение роста биомассы дерева в сравнении с ростом в средних условиях. Это причинено нелинейностью модели, однако реальность такого явления требует дальнейшей проверки.

Заключая этот раздел, следует подчеркнуть, что несмотря на полное отсутствие в модели специальных адаптационных зависимостей, ее поведение в ряде случаев близко к известным адаптационным

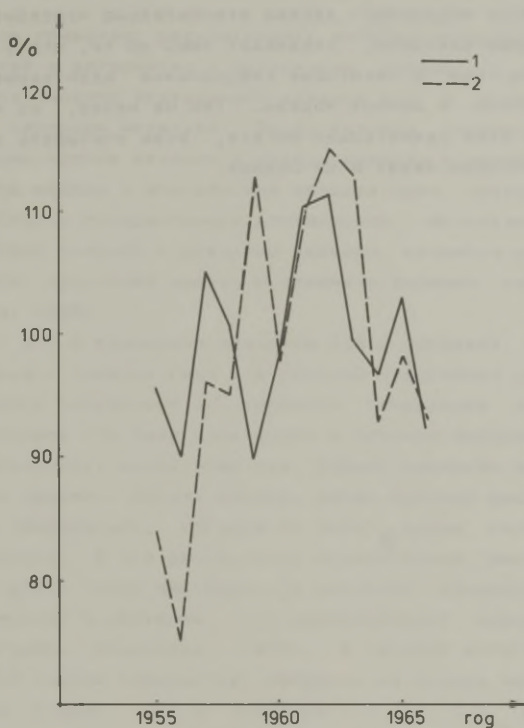


Рис.7.13. Значения индекса радиального прироста: 1 – по расчетам модели на основе среднемесячных значений температуры, дефицита влаги в воздухе и суммарной радиации; 2 – по дендрохронологической шкале *Picea abies* в Эстонии (данные Э.Лыхмуса).

реакциям. Это указывает на то, что в ряде случаев адаптационные механизмы — это не что иное как результаты взаимодействия разных основных процессов на интегральном уровне целого растения. То, что в модели ряд эффектов выражается с недостаточной силой, или что рост модельного дерева относительно чувствителен к влиянию некоторых факторов, указывает лишь на то, что у реального дерева имеются еще и некоторые специальные адаптивные механизмы, не отраженные в данной модели. Тем не менее, на наш взгляд данная модель итак удивительно богата, если учитывать простоту уравнений, которые лежат в ее основе.

7.4. Углеродный баланс дерева

Данная модель позволяет рассматривать интересную проблему о соотношении дыхания и фотосинтеза в онтогенезе дерева, а также динамику отдельных членов углеродного баланса как в онтогенетическом, так и в сезонном масштабе. Ввиду больших методических сложностей измерения членов баланса у целого дерева, в исследованиях этого вопроса всегда в большей или меньшей мере приходится обращаться к расчётам с определенными допущениями. Использование модели, количественно сходной с реальным деревом, является видимо наилучшим способом получения оценок о динамике баланса веществ дерева (Фрей, Кулл, 1985).

На табл. 7.1 и 7.2 приведены значения P/R и показано изменение этой величины в течение года и в течение онтогенеза дерева на основе сделанного численного эксперимента (модельное дерево 1). Видно, что величина P/R мало изменяется в течение онтогенеза. Ее сезонная вариабельность более заметная. Самыми высокими значениями эта величина обладает ранней весной, когда дыхание подавлено из-за низкой температуры, которая не имеет столь сильного влияния на фотосинтез. В это время из-за относительно высокого фотосинтеза получаются также максимальные значения концентрации углеводных ассимилятов в растении, что соответствует известным данным измерений (напр. Судаchkova, 1977). В течение онтогенеза отношение P/R долго слегка повышается, например на основе численного эксперимента (табл. 7.1) от значения 1.1 до 1.7. Перед смертью дерева отношение P/R , конечно, падает. Например в численном эксперименте с азотным дефицитом (модельное дерево 2, в конце июля каждого года, рис.7.1-7.6) P/R сначала повышается от 1.3 до 1.4, имея максимум около 50-летнего возраста, а затем опять падает до 1.3 в 70-летнем возрасте.

Сравнивая данные численного эксперимента (табл. 7.1) в точке 80-летнего дерева в конце июля с экспериментальными данными, полученными у 80-летней *Picea abies* (Фрей, Кулл, 1985, 1985а, см. гл. 4.1), то оказывается, что в первом случае $P/R = 1.62$, во втором $P/R = 1.54$. Соотношение дыхания роста и дыхания поддержания R_g/R_m равно по измерениям 0.33, а по модели

изменяется в течение июля от 0.56 до 0.23. Такое совпадение отчасти связано с тем, что при выборе значений параметров блока дыхания (r_{mS} , r_{mL}) главным образом опирались на эти же работы, однако так как блоки друг с другом тесно связаны, это явно указывает (вместе с другими доводами в пользу соответствия результатов численных экспериментов измерениям в природе) на определенную адекватность модели.

7.5. Причины онтогенетического торможения роста дерева

Вопрос о возможных причинах онтогенетического торможения роста рассматривался уже в гл. 4.2. Приведем здесь, в дополнение к вышесказанному, описание той картины, которая вырисовывается в результате проделанной работы.

Сперва рассмотрим кратко, как решается вопрос об онтогенетическом торможении роста дерева в тех немногих известных нам моделях с несколькими фазовыми переменными, которые описывают многолетний рост деревьев.

В модели А.Мягелой (Mäkelä, 1982) получают функцию высотного роста дерева решением экстремальной задачи, максимизируя получаемую деревом энергию.

В модели Р.МакМуртри и Л.Вольфа (McMurtrie, Wolf, 1983) рост заканчивается благодаря тому, что дыхательные расходы (принятые пропорциональными массе) достигают фиксированного максимального значения фотосинтеза единицы площади.

В модели П.Хари и соавт. (Hari et al., 1985) используются специальные факторы старения, пропорциональные массе органов.

Рассмотрим теперь, за счет чего ограничивается рост дерева в нашей модели.

На основе рис. 7.3 и 7.11 можно сказать, что потенциал воды в листьях не может быть прямой причиной онтогенетического подавления скорости роста, так как он во второй половине онтогенеза уже не падает. Более существенное влияние может иметь уменьшение концентрации фонда азота (рис. 7.4, 7.10), которая начинается падать относительно рано, а также уменьшение концентрации фонда углеводных ассимилятов корней, а затем и ствола и листьев. Уменьшение концентрации фонда ассимилятов корней непосредственно связано с увеличением размеров растущего ствола, оставляющего меньше ассимилятов корням. Однако оказывается, что уменьшение массы листвы может начаться даже раньше, чем уменьшение массы мелких корней. Поэтому кажется, что непосредственной причиной

подавления скорости роста является уменьшение концентрации азотного фонда дерева. Однако, вопрос оказывается более сложным.

Сильные изменения в концентрации азотного фонда связаны, видимо, с определенной автокаталитичностью процесса поглощения азота (уравнение 5.5.1). Поток азота в дерево (Q), с одной стороны, увеличивается с увеличением потока воды E , а с другой стороны с увеличением массы мелких корней W_R . Однако, влияние азота на рост имеет плато (уравнения 5.8.17–5.8.20, 5.8.22, 5.8.23), и тогда уже многое зависит от обеспечения корней углеводными ассимилятами.

Для проверки роли азотного фонда в онтогенетическом торможении роста проведен численный эксперимент с постоянной концентрацией азотного фонда, в котором уравнение (5.8.8) опускается и на место (5.8.4) принимаем $[N] = 0.003$, а все остальное принимаем как у модельного дерева 1. Результат приведен в табл. 7.5, откуда видно, что рост подавляется и в этом случае, хотя и более медленно.

Чтобы понять, каким образом субстратные процессы приведут в данной модели к торможению роста дерева, выделяем основные соотношения в упрощенном виде.

Пусть P_R – остаток продуктов фотосинтеза, выходящий из листьев в нефотосинтезирующие органы; S – площадь камбия. Тогда величина P_R/S пропорциональна средней концентрации ассимилятов около камбиального слоя. Упрощая теперь нашу модель, получаем для основных потоков углеводов следующие выражения:

$$P_R = k_0 W_L$$

$$dW_S/dt = k_1 S (P_R/S) = k_0 k_1 W_L \quad (7.5.1)$$

$$dW_R/dt = k_2 W_R ((P_R - dW_S/dt)/W_R) - k_{VR} W_R = k_0 (1 - k_1) k_2 W_L - k_{VR} W_R$$

Видим, что система (7.5.1) не содержит механизма самопроизвольного торможения роста. Прирост ствола, а также прирост мелких корней по (7.5.1) пропорционален массе листьев. Следовательно, в модели содержится какой-то дополнительный фактор, который видоизменяет ход данных потоков. Рассмотрим, не содержится ли такой фактор в системе транспорта ассимилятов.

Таблица 7.5

Динамика некоторых переменных дерева в
численном эксперименте с постоянной концентрацией
азотного фонда (ср. табл. 7.1)

Возраст дерева	W	W ₀	W _L	W _S	W _A	W _R	[C _L]	[C _S]	[C _R]
20	7	.31	1.4	4	1.0	.20	.189	.095	.090
40	74	1.80	8.4	51	10.7	.77	.249	.088	.048
60	209	2.30	11.4	160	30.2	1.07	.258	.063	.027
100	539	2.27	11.4	444	75.6	1.04	.247	.036	.012
140	872	2.06	10.4	736	118.5	.87	.233	.025	.007
180	1182	1.84	9.2	1010	156.2	.71	.219	.019	.004
220	1461	1.61	8.1	1260	188.2	.55	.204	.015	.002
260	1704	1.36	6.9	1480	214.6	.41	.185	.012	.001

Продолжение таблицы 7.5

Возраст дерева	[N]	P/R	P/W _L	Ψ _L	Ψ _R	H	D
20	.003	1.11	.135	-5.69	-1.35	5.00	.045
40	.003	1.49	.111	-9.22	-1.78	12.28	.108
60	.003	1.58	.107	-9.69	-1.78	17.92	.159
100	.003	1.68	.107	-9.74	-2.09	25.19	.223
140	.003	1.73	.107	-9.71	-2.51	29.90	.264
180	.003	1.77	.107	-9.69	-3.01	33.35	.293
220	.003	1.80	.107	-9.69	-3.62	36.03	.314
260	.003	1.83	.107	-9.71	-4.39	38.15	.331

Флоэмный поток F описывается уравнением (5.3.9):

$$F = (k_{FC}([C_L] - [C_R]) + \psi_L - \psi_R) / r_{FT}.$$

Учитывая (5.3.10), (6.2.6) и (5.3.10а), получаем, что

$$r_{FT} = N / (k_F w_F Y_f(T_d)).$$

Соотношение N/Y в ходе роста почти не изменяется (см. гл. 6.2 и (6.2.2)). Следовательно, суммарное сопротивление флоэмы для потока ассимилятов изменяется мало в течение онтогенеза. Это связано с тем, что толщина флоэмы в ходе многолетнего роста почти не увеличивается, т.к. ситовидные клетки функционируют недолго (1-2 сезона). Поэтому, флоэмный поток может увеличиваться лишь в случае увеличения значения числителя уравнения (5.3.9). Проанализируя этот числитель, видим, что

$$k_{FC}([C_L] - [C_R]) > 0,$$

$$\psi_L - \psi_R < 0.$$

Итак, флоэмный поток может увеличиваться в случае увеличения градиента концентрации ассимилятов или же в случае уменьшения градиента водного потенциала. Первый не может возрасти беспредельно, а второй при увеличении массы листы имеет даже тенденцию увеличения. Поэтому поток ассимилятов не может беспредельно увеличиваться, что и является лимитирующим фактором при обеспечении корней новыми ассимилятами.

Из приведенного анализа можем сделать общий вывод, что уменьшение абсолютной скорости роста дерева во второй половине его онтогенеза связано с постоянной проводящей способностью флоэмы, которая не увеличивается в толщине по ходу роста дерева. Таким образом, если бы неизменно увеличивалась толщина флоэмы ствола, то рост дерева (в рамках рассматриваемых в данной модели экофизиологических процессов) мог бы практически не прекращаться.

Существует еще ряд доводов в пользу правильности полученной динамики флоэмных ассимилятов и ее роли в регуляции роста. Во-первых, из-за расхода ассимилятов на рост ствола должен образо-

ваться вертикальный градиент концентрации ассимилятов, и как результат этого — градиент скорости роста. Действительно, наблюдается закономерность, по которой ширина годичного кольца обычно увеличивается от уровня груди к началу кроны (Битвинскас, 1974; Fritts, 1976). Конечно, определенные поправки делает здесь образование древесины давлением (Wilson, Archer, 1977). Во-вторых, сезонный ход отношения $[C_L]/[C_S]$ (Fritts, 1976) хорошо совпадает с полученным в модели. В-третьих, возрастной ход линейного прироста ствола хорошо сходится с модельной динамикой концентрации фонда ассимилятов ствола.

Таким образом, онтогенетическое торможение роста является интегральным размерным феноменом, являющимся результатом ограниченной проводящей способности флоэмной системы целого дерева. Лишь дальнейшие исследования, которые в этой проблеме очень нужны, могут показать, в какой мере приведенное объяснение является истинным, однако вряд ли можно при этом исключить взаимодействие разных процессов, для рассмотрения которого во многом и была разработана данная модель.

Заклячая данный раздел и тем самым содержательную часть этой книги, следует сказать, что предстоит еще большая работа по уточнению вида отдельных функций и значений отдельных параметров, перед тем как можно с помощью такой модели решать действительно практические задачи лесного хозяйства. В данной работе мы пытались найти ответ лишь на те принципиальные вопросы, которые ставились в ее начале.

7.6. Возможности дальнейшего усовершенствования экофизиологических моделей роста деревьев

Построение модели роста целого растения не имеет конца. Каждая модель может быть сделана более совершенной. Поэтому построение конкретной модели является лишь этапом на пути моделирования. Однако важно, чтобы очередная модель дала ответ на определенные нерешенные до этого проблемы, дала возможность решать некоторые новые задачи, чтобы она была (хотя бы в приведенном смысле) более совершенной, чем предыдущие модели, и были бы выявлены те острые точки, которые требуют в дальнейшем большего внимания. Сконцентрируем в данном разделе внимание на узких местах данной модели, которые должны быть под особым вниманием в будущих разработках подобных моделей или же в дальнейшем развитии нашей модели.

Проведенный анализ модели показал, что относительно чувствительной точкой данной модели является процесс регуляции роста листвы. Этот аспект является относительно уязвимым и у других моделей роста деревьев. Такая ситуация связана с относительно малым количеством экспериментальных данных о влиянии разных факторов (водный потенциал, световые условия, температура, интенсивность фотосинтеза, уровень ассимилятов и др.) на скорость роста и на длину ростового периода листвы и побегов. Может быть, в описание данного процесса следует включить и суточную динамику условий роста. Так или иначе, рост листьев и побегов остается вопросом, требующим специального внимания в целях улучшения картины о процессе роста целого дерева.

В некоторых математических моделях продукционного процесса деревьев крона дерева описана более подробно чем здесь, часто она разделяется на определенное число горизонтальных слоев. В данной модели этого не делалось в целях получения как можно уравновешенной модели, в которой точность описания отдельных блоков определяется уровнем точности других, и в конце концов уровнем описания наименее изученного блока. Однако, при более

подробном описании других блоков структуру кроны дерева уже избежать нельзя. Тем самым поднимается вопрос о более подробном описании световых и водных условий внутри кроны, а также роста и отмирания ветвей. Определенный базис к развитию модели в таком направлении уже имеется (напр. Каневский, Росс, 1982).

Более подробное описание формы ствола способствовало бы приложению подобной динамической модели в практике лесного хозяйства. В этом аспекте необходимая теоретическая работа в основном сделана, требуется лишь соединение уравнений формы ствола (напр. Кофман, 1986) с соответствующим блоком динамической модели роста целого дерева.

Явно недостаточно разработан до сих пор почвенный блок математических моделей продукционного процесса дровяных. С одной стороны, следует разработать количественное описание действия не только нитратов, но и других минеральных элементов почвы на рост дерева. С другой стороны, большое значение имеет включение описания функционирования микоризы и ее воздействия на рост дерева. Это дало бы возможность впервые построить модель для реального прогнозирования продукции шляпочных грибов, так как имеются данные, подтверждающие, что последняя сильно зависит от концентрации ассимилятов в корнях деревьев (Björkman, 1970). Однако в этом аспекте также необходимы новые экспериментальные данные.

Одно из главных новшеств данной модели — описание механизма транспорта и распределения ассимилятов — также далеко от совершенства. Главная трудность в этом вопросе кажется преодоленной — теперь в модели не требуются эмпирические функции роста, она даже не содержит ни одного чисто эмпирического коэффициента специально для описания распределения ассимилятов — однако описание флоэмого транспорта все-таки остается слишком упрощенным. Но продвижение в этой области возможно лишь в случае прибавления новых экспериментальных данных и измерений, особенно в области регуляции загрузки и разгрузки флоэмы.

Одним из очень важных возможных приложений динамической модели роста дерева является решение с ее помощью задач дендрохронологии. Пока в дендрохронологическом анализе динамические модели роста почти не были использованы, но это связано в первую очередь с недоразвитостью таких моделей. Данная модель одной из

первых обладает необходимыми свойствами для такой задачи — одновременного рассмотрения сезонной динамики, внешних факторов и многолетней динамики роста. Однако приложение модели в дендрохронологии представляет собой уже отдельную работу, которую следует сделать вместе со специалистами эмпирической дендрохронологии.

Использование лишь среднедекадных или среднемесячных данных, недоучет суточной динамики внешних условий может в случае сильно нелинейных процессов привести к существенным ошибкам. В связи с поставленными перед данной работой задачами, среди которых одной из главных было рассмотрение эффектов размера дерева и его органов на кривую роста, упущение суточной динамики не играет существенной роли, однако в случае решения моделью более прикладных задач оно может оказаться важным. Поэтому описание суточной динамики в определенной мере следует раньше или позже включить в модель роста дерева. Однако, это требует уже существенного усовершенствования строения блоков модели и использования более мощных ЭВМ.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрашко М.А. Фитомасса и некоторые особенности жизнедеятельности корней ели в еловых лесах различной структуры и продуктивности. Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. к. биол. н. Ленинград, 1971, 22 с.
- Алексеев В.А. Световой режим леса. Л.: Наука, 1975, 228 с.
- Анисимов А.А., Веселов А.П., Смирнов А.С. Математическое моделирование транспорта органических веществ по флоэме у растений. – В кн.: Передвижение веществ у растений в метаболизме и биологическими процессами. Горький, 1976, вып. 7, 25–31.
- Антанайтис В.В. и др. Законы, закономерности роста и строения древостоев. Каунас, 1986, 157 с.
- Анучин Н.П. Лесная таксация. Изд. 5-ое. М.: Лесная промышленность, 1982, 552 с.
- Багинский В.Ф. Моделирование динамики структуры сосново-еловых лесов Белоруссии. – В кн.: Использование математического моделирования в экологических исследованиях лесов и болот. Саласпилс, 1984, 45–50.
- Белядеман И.Н. Справочник по расходу воды растениями в природных зонах СССР. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1983, 257 с.
- Биофизические методы исследований в экофизиологии древесных растений. Л.: Наука, 1979, 112 с.
- Битвинскас Т.Т. Дендроклиматические исследования. Л.: Гидрометеоиздат, 1974, 172 с.
- Бихеле Э.Н., Молдау Х.А., Росс Ю.К. Математическое моделирование транспирации и фотосинтеза растений при недостатке почвенной влаги. Л.: Гидрометеоиздат, 1980, 223 с.
- Бихеле И., Молдау Х., Росс Ю. Субмодель распределения ассимилятов и роста растения при водном дефиците: Препринт. Таргу, 1980, 24 с.
- Бородина Н.А. Математическая модель роста молодого древесного растения в течение вегетационного периода. – В кн.: Исследование древесных растений при интродукции. М.: Наука, 1982, 42–77.

- Бугровский В.В., Дудин Е.Б., Меллина Е.Г., Цельникер Ю.Л. Моделирование продукционных процессов в чистых древостоях. - Журнал общей биологии, 1982, 43(4), 480-488.
- Будаговский А.И., Ничипорович А.А., Росс Ю.К. Количественная теория фотосинтеза и ее использование для решения научных и практических задач физической географии. - Изв. АН СССР, Сер. геогр., 1964, 6, 13-27.
- Будыко М.И., Гандин Л.С. Влияние климатических факторов на растительный покров. - Изв. АН СССР, Сер. геогр., 1966, 1, 3-10.
- Быков О.Д. Модель влияния фотосинтеза на дыхание листьев высших растений. - Физиол. растений, 1985, 32(3), 421-430.
- Вальтер Г. Растительность земного шара. М.: Прогресс, 1975, т. 3, 429 с.
- Водянова С.Р. Углеводный обмен хвойных растений. - В кн.: Интродукция древесных и кустарниковых растений в Северную Киргизию. Фрунзе, 1982, 88-97.
- Воробьева Н.А. Изменение углеводов в побегах кедра сибирского в процессе роста и плодоношения. - В кн.: Плодоношение лесных пород. 1982, 69-80.
- Вычислительные методы решения научных и технических проблем лесного хозяйства. Рига: Зинатне, 1986, 104 с.
- Галицкий В.В., Комаров А.С. Модель динамики биомассы дерева: Препринт. Пущино, 1978, 22 с.
- Гамалей Ю.В. Ф-белок в ситовидных клетках хвойных (по данным электронной микроскопии). - Ботанический журнал, 1973, 58(7), 981-987.
- Гильдерман Ю.И., Кудрина К.Н., Полетаев И.А. Модели Л-систем (системы с лимитирующими факторами). - В кн.: Исследования по кибернетике. М.: Советское радио, 1970, 165-210.
- Гильдерман Ю.И. Качественное исследование одной модели растения. - В кн.: Кибернетические модели в биологии. Новосибирск: Наука, 1974, 137-146.
- Гильдерман Ю.И. Лекции по высшей математике для биологов. Новосибирск: Наука, 1974а, 411 с.
- Гильмзнов Т.Г., Честных О.В. Математическое моделирование продукционного процесса экосистемы ельника-кисличника. - В кн.: Стабильность и продуктивность лесных экосистем. Тарту, 1985, 25-27.

- Глазов М.В., Тишков А.А., Маркидин А.И. Влияние фитового на формирование продукции зеленой массы ели. - В кн.: Организация экосистем ельников южной тайги. М., 1979, 106-130.
- Головки Т.К. Система показателей в исследованиях роли дыхания в продукционном процессе растений. - Физиол. растений, 1985, 32(5), 1004-1013.
- Гордон Л.Х. Дыхание и водно-солевой обмен растительных тканей. М., Наука, 1976, 120 с.
- Гришина Л.А., Владычевский А.С., Окунева Р.М. Динамика химического состава почвенных растворов и лизиметрических вод в ельниках. - В кн.: Организация экосистем ельников южной тайги. М., 1979, 66-104.
- Дзебисавили Г.С. Моделирование роста горных сосновых лесов Грузии. - В кн.: Проблемы горного лесоводства. Тбилиси, 1981, 184-193.
- Джеймс В. Дыхание растений. М.: ИЛ, 1956, 439 с.
- Динамическая теория биологических популяций. М.: Наука, 1974, 456 с.
- Динамическое моделирование в агрометеорологии. Л.: Гидрометеоиздат, 1982, 145 с.
- Дылис Н.В., Носова Л.М. Фитомасса лесных биогеоценозов Подмосковья. М.: Наука, 1977, 144 с.
- Дюльдин А.А. Коэффициент вариации и аллометрия. - Экология, 1973, 6, 97-99.
- Жаботинский А.М. Концентрационные автоколебания. М.: Наука, 1974, 180 с.
- Забуга В.Ф., Забуга Г.А. Взаимосвязь дыхания и радиального роста ствола сосны обыкновенной. - Физиол. растений, 1985, 5, 942-947.
- Загребев В.В. Географические закономерности роста и продуктивности древостоев. М.: Лесная промышленность, 1978, 240 с.
- Зайка В.Е. Современное состояние теории роста. - В кн.: Математическая биология развития. М.: Наука, 1982, 40-49.
- Звалинский В.И., Литвин Ф.Ф. Световые кривые фотосинтеза для различной организации фотосинтетических единиц. - Физиол. растений, 1983, 30(5), 881-892.
- Зотин А.И. Термодинамический подход к проблемам развития, роста и старения. М.: Наука, 1974, 184 с.

- Зотин А.И., Зотина Р.С. Феноменологическая теория роста. - В кн.: Количественные аспекты роста организмов. М.: Наука, 1975, 57-70.
- Зотина Р.С., Зотин А.И. Объединенные уравнения роста. - Журнал общей биологии, 1973, 34(4), 606-616.
- Зялалов А.А. Физиолого-термодинамический аспект транспорта воды по растению. М.: Наука, 1984, 136 с.
- Иванов Л.А. Фотосинтез и урожай. - В кн.: Сборник работ по физиологии растений памяти К.А.Тимирязева. М.-Л.: АН СССР, 1941, 29-42.
- Казарян В.О. Старение высших растений. М.: Наука, 1969, 316 с.
- Казимиров Н.И., Морозова Р.М. Биохимический круговорот веществ в ельниках Карелии. Л.: Наука, 1973, 176 с.
- Каманина М.С., Анисимов А.А. Выход ассимилятов из мезофилла в свободное пространство при разных условиях минерального питания. - Физиол. растений, 1977, 24(4), 767-772.
- Кан Н.А. Математический анализ пролиферативных и ростовых процессов в аспекте побега на вегетативном этапе развития. - Физиология культурных растений, 1984, 16(6), 539-547.
- Каневский В.А., Росс Ю.К. Математическое моделирование радиационного режима хвойного дерева методом Монте-Карло. Тарту: АН ЭССР, 1982, 32 с.
- Карев Г.П. Об одном подходе к моделированию роста древостоев. - В кн.: Математическая биофизика. Красноярск: Красноярский ГУ, 1985, 161-167.
- Карманова И.В. Математические методы изучения роста и продуктивности растений. М.: Наука, 1976, 223 с.
- Катрушенко И.В. Возрастные изменения интенсивности фотосинтеза ели в субклимаксовых ельниках. - В кн.: Стабильность и продуктивность лесных экосистем. Тарту, 1985, 62-64.
- Кашкарова В.П., Соколова В.Н., Утехин В.Д. Соотношение освещения и питания и его влияние на продуктивность растений. - В кн.: Биогеофизические и математические методы исследования экосистем. М., 1978, 171-178.
- Кивисте А.К. Функции роста леса. Тарту, 1968, 108 с. Приложение 172 с.
- Колесова Г.И., Полетаев И.А. Некоторые вопросы исследования систем с лимитирующими факторами (Л-систем). - В кн.: Управ-

- ление системы, Новосибирск, 1969, 3, 71-80.
- Количественные аспекты роста организмов. М.: Наука, 1975, 292 с.
- Коппель А.Т. Экологический анализ энергообмена кроны ели европейской: Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. к. биол. н. Тарту, 1981, 20 с.
- Корзухин М.Д. К эколого-физиологической модели лесной динамики. - В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1986, т.9.
- Коростышевский М.А., Эппель М.С. Степенная зависимость - закон Рубнера - биологический механизм. - Журнал общей биологии, 1979, 40(6), 938-941.
- Кофман Г.Б. Методы подобия и размерностей в изучении относительного роста организмов. - Журнал общей биологии, 1981, 42(2), 234-240.
- Кофман Г.Б. Рост и форма деревьев. Новосибирск: Наука, 1986, 211 с.
- Крамер П.Д., Козловский Т.Т. Физиология древесных растений. М.: Лесная промышленность, 1983, 464 с.
- Крапивин В.Ф., Свирижев Ю.М., Тарко А.М. Математическое моделирование глобальных биосферных процессов. М.: Наука, 1982, 272 с.
- Крекуле Я., Сеядлова Ф., Опартна Я. Корреляция органов и цветение. - В кн.: Гормональная регуляция онтогенеза растений. М.: Наука, 1984, 157-169.
- Кудрина К.Н. Математическая модель высшего растения. - В кн.: Физиология приспособления растений к почвенным условиям. Новосибирск: Наука, 1973, 25-37.
- Кудрина К.Н. Об одной упрощенной математической модели высшего растения. - В кн.: Кибернетические модели в биологии. Новосибирск: Наука, 1974, 147-157.
- Кузьмичев В.В. Закономерности роста древостоев. Новосибирск: Наука, 1977, 157 с.
- Куль К.Л. Модели регуляции конечных размеров организмов. - В кн.: Математическая биология развития. М.: Наука, 1982, 204-209.
- Куль К.Л. Саморегуляция роста и правило Копа. - В кн.: Вопросы эволюционной физиологии. Л.: Наука, 1982а, 167 с.
- Куль К.Л. Ограниченность возможностей эквивалентности роста. -

- Изв. АН ЭССР. Биология, 1983, 32(2), 97-102.
- Куль К.Л., Куль О.Л. Экофизиологическая модель роста ели. - Изв. АН ЭССР. Биология, 1984, 33(4), 268-277.
- Куль К.Л., Оя Т.А. Структура физиологических моделей роста деревьев. - Изв. АН ЭССР. Биология, 1984, 33(1), 33-41.
- Кулл О., Коппель А. Сезонная изменчивость фотосинтетической способности ели европейской. - Лесоведение, 1984, 6, с. 41-46.
- Кулл О., Коппель А. Изменчивость световых кривых газообмена побегов ели европейской. - В кн.: Стабильность и продуктивность лесных экосистем. Тарту, 1985, 77-78.
- Кулл О., Фрей Т. О дыхании ствола ели европейской. - Лесоведение, 1984, 6, 47-52.
- Куперман И.А., Хитрово Е.В. Дыхательный газообмен как элемент продукционного процесса растений. Новосибирск: Наука, 1977, 184 с.
- Курсанов А.Л. Транспорт ассимилятов в растении. М.: Наука, 1976, 648 с.
- Курсанов А.Л. Физиология растений - периоды ее преобразования и место в современной науке и практике. - Физиол. растений, 1981, 28(4), 677-691.
- Лайск А. Перспективы математического моделирования функции фотосинтеза листа. - В кн.: Фотосинтез и продуктивность растительного покрова. Тарту, ИФА АН ЭССР, 1968, 5-45.
- Лайск А.Х. Кинетика фотосинтеза и фотодыхания C_3 -растений. М.: Наука, 1977, 194 с.
- Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978, 384 с.
- Лир Х., Польстер Г., Фидлер Г.-И. Физиология древесных растений. М.: Лесная промышленность, 1974, 420 с.
- Лысенко Н.И., Шевцов И.А., Иванов В.В., Яненко В.М. Математическая модель синтеза и распределения ассимилятов в растении. - В кн.: I Всес. биофиз. съезд: Тез. докл. стенд. сообщ. М., 1982, т.2, с.172.
- Лыхмус К.Н., Оя Т.А. К методике изучения подземной части древостоев. - Лесоведение, 1983, 4, 56-62.
- Люттге У., Хигинботам Н. Передвижение веществ в растениях. М.: Колос, 1984, 408 с.
- Майнот Ч.С. Современные проблемы биологии. М.: Природа, 1913, 120

с.

- Малкина И.С., Цельникер Ю.Л., Яшкина А.М. Фотосинтез и дыхание подростка. М.: Наука, 1970, 184 с.
- Малкина И.С. Влияние освещенности и возраста дерева на ассимиляционную способность хвои сосны обыкновенной. - Физиол. растений, 1982, 29(3), 465-470.
- Малкина И.С., Яшкина А.М., Цельникер Ю.Л. Связь выделения CO_2 стволом с газообменом листьев у дуба. - Физиол. растений, 1985, 32(4), 769-776.
- Манаков К.Н., Никонов В.В. Биологический круговорот минеральных элементов и почвообразование в ельниках крайнего Севера. Л.: Наука, 1981, 196 с.
- Мауринь А.М. Проблема биологического времени и функция Бакмана. - В кн.: Моделирование и прогнозирование в экологии. Рига, 1980, 3-22.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. Анализ на уровне организма. М.: Наука, 1976, 292 с.
- Моделирование и контроль производительности древостоев. Каунас-Академия, 1983, 145 с.
- Моделирование продуктивности агроэкосистем. Л.: Гидрометеиздат, 1982, 264 с.
- Моделирование роста и продуктивности сельскохозяйственных культур. Л.: Гидрометеиздат, 1986, 320 с.
- Мокроносов А.Т. Эндогенная регуляция фотосинтеза в целом растении. - Физиол. растений, 1978, 25(5), 938-951.
- Мокроносов А.Т. Интеграция функций роста и фотосинтеза. - Физиол. растений, 1983, 30(5), 868-880.
- Молдау Х. Влияние дефицита воды на сопротивление устьиц. - Изв. АН ЗССР. Биология, 1973, 22(4), 348-357.
- Молдау Х. Влияние дефицита воды на прирост растения (математическая модель). - Изв. АН ЗССР. Биология, 1974, 23(4), 348-357.
- Молдау Х. Оптимальное распределение ассимилятов при дефиците воды (математическая модель). - Изв. АН ЗССР. Биология, 1975, 24(1), 3-9.
- Молдау Х. Устьица - универсальные регуляторы фотосинтеза. - Физиол. растений, 1977, 24(5), 969-975.
- Молдау Х.А., Сыбер Я.Х., Рахи М.О. Компоненты темнового дыхания фасоли при дефиците воды. - Физиол. растений, 1980, 27(1),

5-10.

- Молдау Х.А. Авторегуляция продукционного процесса растений при водном дефиците. Автореф. дис. на соиск. уч. ст. д. биол. н. М., 1984, 44 с.
- Мори Ф.Р. Как растут деревья. М.: Лесная промышленность, 1980, 80 с.
- Мурей И.А., Величков Д.К. Анализ продукционного дыхания в фотосинтезирующих тканях целого растения. - Физиол. растений, 1983, 30(6), 1126-1134.
- Най П.Х., Тинкер П.Б. Движение растворов в системе почва - растение. М.: Колос, 1980, 368 с.
- Нерпин С.В., Чудновский А.Ф. Энерго- и массообмен в системе растение-почва-воздух. Л.: Гидрометеоиздат, 1975, 359 с.
- Нестеров В.Г., Коротков А.М. Математическая модель оптимальных древостоев. - Доклады ТСХА, вып. 172. М., 1971, 190-196.
- Николис Г., Пригожин Н. Самоорганизация в неравновесных системах. М.: Мир, 1979, 512 с.
- Ниловская Н.Т., Смирнов М.О. Изучение компонентов темного дыхания растений в зависимости от факторов среды. - Физиол. растений, 1984, 31(1), 188-198.
- Нильсон А.М., Кивисте А.К. Математическое моделирование обобщенных лесоустроительных данных Эстонской ССР. - В кн.: Моделирование и контроль производительности древостоев. Каунас-Академия, 1983, 64-65.
- Нильсон Т. Теория пропускания радиации неоднородным растительным покровом. - В кн.: Пропускание солнечной радиаций растительным покровом. Тарту: ИАФ АН ЭССР, 1977, 5-70.
- Нобел П. Физиология растительной клетки. М.: Мир, 1973, 288 с.
- Остроумов А.А. Периодичность роста стерляди (аутокатализ). - Труды общества естествоиспытателей при Императорском Казанском Университете, 1911, 43(6), 1-51.
- Оя Т. О распределении биомассы растения в изменяющейся среде. - В кн.: Тезисы конференции "Теоретические и прикладные вопросы математики", Тарту, 1980, 249-261.
- Оя Г. О пространственной и временной изменчивости сложения древостоя (на примере ельника). Автореф. дис. на соиск. уч.ст. к. биол. н. Тарту, 1984, 16 с.
- Оя Т. Модели развития древостоя: Препринт, Тарту, 1985, 60 с.

- Оя Т. Простая адаптационная модель растения. I. Описание модели. - Изв. АН ЭССР. Биология, 1985, 34(4), 289-294.
- Палуметс Я.К. Возможные тенденции изменения массы хвои, ветвей, ствола и корней ели и отношения дыхания к ассимиляции в течение жизни дерева. - Уч. записки Тартуского ГУ, 1984, 662, 19-27.
- Параметры и модели плодородия почв и продуктивности агроценозов. Пушино, 1985, 170 с.
- Петухов С.В. Биомеханика, бионика и симметрия. М.: Наука, 1981, 240 с.
- Полевой А.Н. Динамическая модель формирования урожая картофеля. - Метеорология и гидрология, 1978, 7, 79-85.
- Полевой А.Н. Теория и расчет продуктивности сельско-хозяйственных культур. Л.: Гидрометеориздат, 1983, 175 с.
- Полетаев И.А. О математических моделях элементарных процессов в биогеоценозах. - Проблемы кибернетики, 1966, 16, 171-190.
- Полетаев И.А. О математических моделях роста. - В кн.: Физиология приспособления растений к почвенным условиям. Новосибирск: Наука, 1973, 7-24.
- Полетаев И.А. Использование принципа Либиха в математических моделях метаболирующих систем. - В кн.: Имитационное моделирование и экология. М.: Наука, 1975, 60-64.
- Проблемы моделирования и обработки информации в лесном хозяйстве. Рига: Зинатне, 1986, 104 с.
- Рабинович Е. Фотосинтез. М.: ИЛ, 1953.
- Рачко П. Имитационная модель роста дерева: построение модели. - Журнал общей биологии, 1978, 39(4), 563-571.
- Рачко П. Имитационная модель динамики роста дерева как элемента лесного биогеоценоза. - В кн.: Вопросы кибернетики, М., 1979, вып. 52, 73-111.
- Рийспере А., Рийспере У. О минеральном питании сосны обыкновенной *Pinus silvestris* L. на маломощных перегнойно-карбонатных (альварных) почвах. IV. О некоторых методологических вопросах изучения минерального питания лесонасаждений. - Изв. АН ЭССР. Биология, 1970, 19(3), 235-258.
- Родин Л.Е., Басилевич Н.И. Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. М.-Л., 1965, 253 с.

- Романовский Ю.М., Степанова Н.В., Чернавский Д.С. Математическая биофизика. М.: Наука, 1984, 304 с.
- Росс Ю.К. К математической теории фотосинтеза растительного покрова. - ДАН СССР, 1964, 157(5), 1239-1242.
- Росс Ю.К. К математическому описанию роста растений. - ДАН СССР, 1966, 171(2), 481-483.
- Росс Ю. Система уравнений для описания количественного роста растений. - В кн.: Фитоактинометрические исследования растительного покрова. Таллин: Валгус, 1967, 64-86.
- Росс Ю. Теория пропускания прямой солнечной радиации в горизонтально неоднородном покрове. - В кн.: Солнечная радиация и продуктивность растительного покрова. Тарту, 1972, 122-147.
- Росс Ю.К. Радиационный режим и архитектура растительного покрова. Л.: Гидрометеиздат, 1975, 342 с.
- Росс Ю., Бихеле З. Расчет фотосинтеза растительного покрова. - В кн.: Фотосинтетическая продуктивность растительного покрова. Тарту: ИФА АН ЭССР, 1969, 5-43.
- Сабо Е.Д. Некоторые локальные зависимости для построения моделей продуктивности древостоев в условиях мелиорированных экосистем. - В кн.: Использование математического моделирования в экологических исследованиях лесов и болот. Саласпилс, 1984, 121-126.
- Светлов П.Г. Физиология (механика) развития. Л.: Наука, т. I, 1978, 280 с.
- Свирижев Ю.М. Моделирование окружающей среды и проблема недостатка информации. - В кн.: Математические модели в экологии и генетике. М.: Наука, 1981, 17-22.
- Семихатова О.А. Смена дыхательных систем. Л.: Наука, 1969, 128 с.
- Семихатова О.А. Энергетические аспекты интеграции физиологических процессов в растениях. - Физиол. растений, 1980, 27(5), 1005-1017.
- Семихатова О.А. Роль исследований дыхания в развитии теории фотосинтетической продуктивности растений. - Ботанический журнал, 1982, 67(8), 1025-1035.
- Семихатова О.А. Показатели, характеризующие дыхательный газообмен растений. - Ботанический журнал, 1968, 53(8), 1069-1084.
- Семихатова О.А., Заленский О.В. Сопряженность процессов фотосинтеза и дыхания. - В кн.: Физиология фотосинтеза. М.:

- Наука, 1982, 130-145.
- Синнот Э. Морфогенез растений. М.: ИЛ, 1963, 604 с.
- Сиротенко О.Д. Математическое моделирование водно-теплового режима и продуктивности агроэкосистем. Л.: Гидрометеиздат, 1981, 168 с.
- Сиротенко О.Д., Абашина Е.В. Математическая модель роста и развития растений на уровне фитомеров. - Физиология и биохимия культурных растений, 1985, 17(2), 166-174.
- Сиротенко О.Д., Горбачев В.А. Динамические модели продуктивности агроценозов и проблемы моделирования процессов энерго- и массообмена в системе "почва-растение-атмосфера". - Итоги науки и техники. Физиол. растений. М., 1977, т. 3, 90-107.
- Скупченко В.Б., Органогенез вегетативных и репродуктивных структур ели. Л.: Наука, 1985, 80 с.
- Слейчер Р. Водный режим растений. М.: Мир, 1970, 365 с.
- Смирнов В.В. Распределение хвои по ее возрастам у *Picea excelsa* Link. в еловых и елово-лиственных древостоях таежной зоны. - Ботанический журнал, 1960, 45, 1522-1530.
- Смирнов В.В. Органическая масса в некоторых лесных фитоценозах европейской части СССР. М.: Наука, 1971, 364 с.
- Смолянинов В.В. Математические модели биологических тканей. М.: Наука, 1980, 368 с.
- Справочник по климату СССР. Вып. 4. Эстонская ССР. II. Температура воздуха и почвы. Л.: ГИМИЗ, 1965, 164 с.
- Справочник по климату СССР. Вып. 4. Эстонская ССР. I. Солнечная радиация, радиационный баланс и солнечное сияние. Л.: ГИМИЗ, 1966, 56 с.
- Справочник по климату СССР. Вып. 4. Эстонская ССР. IV. Влажность воздуха, атмосферные осадки и снежный покров. Л.: ГИМИЗ, 1968, 228 с.
- Судачкова Н.Е. Метаболизм хвойных и формирование древесины. Новосибирск: Наука, 1977, 230 с.
- Судницын И.И. Движение почвенной влаги и водопотребление растений. М.: МГУ, 1979, 255 с.
- Сытник К.М., Курченко Т.С., Немченко О.А. Математическая модель пространственного распределения и накопления ассимилятов в растении. - ДАН СССР, 1980, 260(6), 1466-1469.
- Терсков И.А., Терскова М.И. Рост одновозрастных древостоев.

- Новосибирск: Наука, 1980, 206 с.
- Тихов П.В. Временная организация движения пасоки по ксилеме некоторых древесных растений. Автореф. дис. на соиск. уч. ст. к. биол. н. Л., 1974, 22 с.
- Тооминг Х.Г. Солнечная радиация и формирование урожая. Л.: Гидрометеиздат, 1977, 200 с.
- Тооминг Х.Г. Экологические принципы максимальной продуктивности посевов. Л.: Гидрометеиздат, 1984, 264 с.
- Торнли Дж.Г.М. Математические модели в физиологии растений. Киев: Наукова думка, 1982, 312 с.
- Туркина М.В. Транспорт ассимилятов: факты и гипотезы. - В кн.: Новые направления в физиологии растений. М.: Наука, 1985, 231-252.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980, 328 с.
- Усольцев В.А. Моделирование структуры и динамики фитомассы древостоев. Красноярск: Красноярский ГУ, 1985, 192 с.
- Усольцев В.А. Рост и структура фитомассы древостоев. Новосибирск: Наука, 1988, 254 с.
- Федоров С.Ф. Исследование элементов водного баланса в лесной зоне Европейской территории СССР. Л.: Гидрометеиздат, 1977, 264 с.
- Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. Экология. М.: МГУ, 1980, 464 с.
- Физиолого-биохимические механизмы роста хвойных. Новосибирск: Наука, 1978, 128 с.
- Фрей Д.М. Экоморфологический анализ хвои ели и полога ельника. Автореф. дис. на соиск. уч. ст. к. биол. н. Тарту, 1981, 16 с.
- Фрей Т. Рост как информационный процесс. - В кн.: Проблемы современной экологии. Тарту, 1978, 58-59.
- Фрей Т.Э.-А. Рост как автокоррелятивный информационный процесс. - В кн.: Биометрический анализ в биологии. М.: МГУ, 1982, 57-61.
- Фрей Т.Э.-А. Некоторые аспекты моделирования продуктивности древостоев. - В кн.: Математическое моделирование биогеоэкологических процессов. М.: Наука, 1985, 51-58.
- Фрей Т., Кулл О. К углеродному балансу ели европейской. - В кн.: Стабильность и продуктивность лесных экосистем. Тарту, 1985, 149-150.

- Фрей Т.Э.-А., Кулл О.Л. Модель углеродного баланса ели европейской. - В кн.: Математическое моделирование в биогеоценологии. Петрозаводск, 1985а, 69-70.
- Хаген Г.М. Синергетика. М.: Мир, 1980, 404 с.
- Хильми Г.Ф. Теоретическая биогеофизика леса. М.: Изд. АН СССР, 1957, 205 с.
- Цельникер Ю.Л. Функциональная и структурная организация фотосинтетического аппарата лесных древесных растений. - В кн.: Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и водного режима растений в полевых условиях. Иркутск, 1983, 5-15.
- Чернов Г.Н. Н.П.Кренке и его теория старения и омоложения. М.: АН СССР, 1963, 118 с.
- Честных О.В. Моделирование продукционного процесса древесного яруса экосистемы ельника-кисличника южной тайги. Автореф. дис. на соиск. уч. ст. к. биол. н. М., 1986, 23 с.
- Четвериков А.Н. Моделирование лесных биогеоценозов. - В кн.: Математическое моделирование биогеоценологических процессов. М.: Наука, 1985, 37-51.
- Чиков В.И. Фотосинтез и транспорт ассимилятов. М.: Наука, 1987, 188 с.
- Чморова С.Н., Слободская Г.А. Количественные соотношения дыхания на свету и в темноте у листьев C_3 -растений. - Физиол. растений, 1985, 32(2), 292-297.
- Шмальгаузен И.И. Рост и дифференцировка. Киев.: Наукова думка, 1984, т. 2, 168 с.
- Шугарт Х.Х., Уест Д.С., Доял Т.В. Модели сукцессии леса. - В кн.: Биосферные заповедники. Л.: Гидрометеоиздат, 1982, 1969-1982.
- Щурбань М.И. Микроклиматология. Киев: Вища школа, 1985, 224 с.
- Эзев К. Анатомия семенных растений. М.: Мир, 1980, т. I, 218 с.

- Ågren G.I. Problems involved in modelling tree growth. - *Studia Forestalia Suecica*, 1981, 160, 7-18.
- Ågren G.I., Axelsson B. PT - a tree growth model. - *Ecol. Bull. (Stockholm)*, 1980, 32, 525-536.
- Ågren G.I., Axelsson B., Flower-Ellis J.G.K., Linder S., Persson H., Staaf H., Troeng E. Annual carbon budget for a young Scots pine. - *Ecol. Bull. (Stockholm)*, 1980, 32, 307-313.
- Aikman D.P., Anderson W.P. A quantitative investigation of a peristaltic model for phloem translocation. - *Ann. Bot.*, 1971, 35(142), 761-772.
- Alberktson A. Relations between tree biomass fractions and conventional silvicultural measurements. - *Ecol. Bull. (Stockholm)*, 1980, 32, 315-327.
- Alder D., Schneider T.W. A stand growth model as a tool in studying management options for MAB-rainforest ecosystem projects and for temperated forests. - In: *Transactions of the 2nd international MAB-IUFRO workshop on tropical rainforest ecosystems research* /Ed. S.Adisoemarto, E.F. Bruning. Hamburg, 1979, 128-165.
- Allen L.H., Stewart D.W., Lemon E.R. Photosynthesis in plant canopies: Effect of light response curves and radiation source geometry. - *Photosynthetica*, 1974, 8(3), 184-207.
- Anderson W.P. The mechanism of phloem translocation. - In: *Transport at the cellular level* /Ed.: M.A.Sleigh, 1974, 63-86.
- Anderssen R.S., Hale R.P., Radok J.R.M. The simulation with mathematical models of ion uptake by growing roots. - *Plant and Soil*, 1969, 30(2), 271-289.
- Andersson F. Ecosystem research within the Swedish coniferous project. - *Ecol. Bull. (Stockholm)*, 1980, 32, 11-23.
- Angus J.F., Wilson J.H. Photosynthesis of barley and wheat leaves in relation to canopy models. - *Photosynthetica*, 1976, 10(4), 367-377.
- Arkley R.J. Relationships between plant growth and transpiration. - *Hilgardia*, 1963, 34(13), 559-584.
- Aronsson A., Elowson S. Effects of irrigation and fertilization

- on mineral nutrients in Scots pine needles. - Ecol. Bull. (Stockholm), 1980, 32, 219-228.
- Austin R.B., Nelder J.A., Berry G. The use of mathematical model for analysis of manurial and weather effects on the growth of carrot. - Ann. Bot., 1964, 28(109), 153-162.
- Azcón-Bieto J. Inhibition of photosynthesis by carbohydrates in wheat leaves. - Plant Physiol. 1983, 73, 681-686.
- Azcón-Bieto J., Lambers H., Day D.A. Effect of photosynthesis and carbohydrate status on respiratory rates and the involvement of the alternative pathway in leaf respiration. - Plant Physiol. 1983, 72(3), 598-603.
- Azcón-Bieto J., Osmond C.B. Relationship between photosynthesis and respiration. The effect of carbohydrate status on the rate of CO_2 production by respiration in darkened and illuminated wheat leaves. - Plant Physiol. 1983, 71(3), 574-581.
- Backman G. Wachstum und organische Zeit. Leipzig: J.A.Barth, 1943, viii+195 S.
- Beig M.N., Tranquillini W. Studies on upper timberline: morphology and anatomy of Norway spruce (*Picea abies*) and stone pine (*Pinus cembra*) needles from various habitat conditions. - Can. J. Bot., 1976, 54(14), 1622-1632.
- Barker F.S. Principles of silviculture. N.Y.: McCrow-Hill, 1950, 414 p.
- Barnes A., Hole C.C. A theoretical basis of growth and maintenance respiration. - Ann. Bot., 1978, 42, 1217-1221.
- Barton A.D., Laird A.K. Analysis of allometric and non-allometric differential growth. - Growth, 1969, 33(1), 1-16.
- Basra A.S., Malik C.P. Non-photosynthetic fixation of carbon dioxide and possible biological roles in higher plants. - Botanical Reviews, 1985, 60(3), 357-401.
- Baule B. Mitscherlichs Gesetz der physiologischen Beziehungen. - Landwirtschaftliche Jahrbücher, 1918, 51, 363-385.
- Baule B. Über die Weiterentwicklung der Ertragsgesetze von Liebig und Mitscherlich. - Z. Acker- u. Pflanzenbau, 1953, 96, 173-186.
- Beevers H. Respiratory metabolism in plants. N.Y.: Harper and Row, 1961.

- Beevers H. Respiration in plants and its regulation. - In: Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Wageningen: Pudoc, 1970, 209-214.
- Beevers H. Conceptual developments in metabolic control, 1924-1974. - Plant Physiol., 1974, 54(4), 437-442.
- Bernstein F. Growth and decay. - Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 1934, 2, 209-217.
- Bertalanffy L. Theoretische Biologie I. Berlin: Borntraeger, 1932, xii+349 S.
- Bertalanffy L. Untersuchungen über die Gesetzmäßigkeit des Wachstums. II. - Human Biology, 1938, 10, 181-243.
- Bertalanffy L. Theoretische Biologie II. Berlin-Zehlendorf: Borntraeger, 1942, xvi+302 S.
- Bertalanffy L. Problems of life. London: Watts, 1952, xii+216 p.
- Bertalanffy L., Pirozovski W.J. Tissue respiration, growth and basal metabolism. - Biol. Bull., 1953, 105(2), 240-256.
- Bertalanffy L. Quantitative laws in metabolism and growth. - The Quarterly Review of biology, 1957, 32(3), 217-231.
- Bertalanffy L. Wachstum. - Handbuch der Zoologie, 1957a, Bd. 8., Teil 4(6), 1-68.
- Bertalanffy L. Principles and theory of growth. - In: Fundamental aspects of normal and malignant growth /Ed. W.W.Nowinski. Amsterdam: Elsevier, 1960, 137-259.
- Bertalanffy L. Basic concepts in quantitative biology of metabolism. - Helgol. wiss. Meeresunters., 1964, 9(1-4), 5-34.
- Bertalanffy L., Beier W., Lane R. Biophysik des Fließgleichgewichts. Berlin: Akademie-Verlag, 1977, viii+157 S.
- Björkman E. Mycorrhiza and tree nutrition in poor forest soils. - Stud. Forest. Suec., 1970, 83, 1-24.
- Blackman F.F. Optima and limiting factors. - Ann. Bot., 1905, 281-295.
- Blackman V.H. The compound interest law and plant growth. - Ann. Bot., 1919, 33(81), 353-360.
- Bonner J.T. Size and cycle. Princeton: Univ. Press, 1965, viii+219 p.
- Bookstein F.L. The measurement of biological shape and shape change. - Lecture Notes in Biomathematics, 1978, 24, 1-191.
- Borchert R. Simulation of rhythmic tree growth under constant

- conditions. - *Physiol. Plant.*, 1973, 29, 173-180.
- Borchert A. Endogeneous shoot growth rhythms and indeterminate shoot growth in oak. - *Physiol. Plant.*, 1975, 35(2), 152-157.
- Bosette E. Modelling of soil processes - an introduction. - *Ecol. Bull. (Stockholm)*, 1980, 32, 553-564.
- Bosette E., Bringmark L., Staaf H. Nitrogen transformations in a Scots pine forest mor - model analysis of mineralization, uptake by roots and leaching. - *Ecol. Bull. (Stockholm)*, 1980, 32, 565-589.
- Botkin D.B. Prediction of net photosynthesis of trees from light intensity and temperature. - *Ecology*, 1969, 50(5), 854-858.
- Botkin D.B., Janak J.F., Wallis J.R. Some ecological consequences of a computer model of forest growth. - *J.Ecol.*, 1972, 60, 849-873.
- Botkin D.B., Janak J.F., Wallis J.R. The rationale, limitations and assumptions of a north-east forest growth simulator. - *IBM J.Res. Development*, 1972, 16, 101-116.
- Bouldin D.R. Mathematical description of diffusion processes in the soil-plant system. - *Soil Science Society of America Proceedings*, 1961, 25(6), 476-480.
- Bourdeau P.F. Seasonal variation of the photosynthetic efficiency of evergreen conifers. - *Ecology*, 1959, 40, 63-67.
- Boysen-Jensen P. *Die Stoffproduktion der Pflanzen*. Jena: Fischer, 1932, 108 S.
- Bravdo B. Decrease in net photosynthesis caused by respiration. - *Plant Physiol.*, 1968, 43(4), 479-483.
- Brewster J.L., Bhat K.K.S., Nye P.H. The possibility of predicting solute uptake and plant growth response from independently measured soil and plant characteristics. V. The growth and phosphorus uptake of rape in soil at a range of phosphorus concentrations and a comparison of results with the predictions of a simulation model. - *Plant and Soil*, 1976, 44, 295-328.
- Brock F. *Typenlehre und Umweltforschung*. Leipzig: J.A.Barth, 1939, viii+40 S.
- Brody S. *Bioenergetics and growth*. New York: Reinhold, 1945, xii+1023 p.

- Browne C.A. Liebig and the law of the minimum. - In: Liebig and after Liebig /Ed. F.R.Moulton. Washington: A.Assoc. Adv. Sci., 1942, 71-82.
- Brunig E.F., Herrera R., Heuvelink J., Jordan C., Klinge H., Medina E. The international Amazon MAB rainforest ecosystem pilot-project at San Carlos de Rio Negro: review of developments since the 1st international workshop. - In : Transactions of the second international MAB-IUFRO workshop on tropical rainforest ecosystem research /Ed. S.Adisoemarto, E.F.Brunig. Hamburg, 1979, 47-66.
- Burton A.C. The basis of the principle of the master reaction in biology. - J.Cell Comp. Physiol., 1936, 9.
- Busgen M., Münch E. The structure and life of forest trees. New York: J.Wiley, 1931.
- Byrne G.F., Landsberg J.J., Benson M.L. The relationship of above ground dry matter accumulation by *Pinus radiata* to intercepted solar radiation and soil water status. - Agricultural and Forest Meteorology, 1986, 37, 63-73.
- Canny M.J. Translocation: mechanisms and kinetics. - Ann. Rev. Plant Physiology, 1971, 22, 237-260.
- Canny M.J. Phloem translocation. Cambridge: University Press, 1973, xi+301 p.
- Canny M.J., Phillips O.M. Quantitative aspects of a theory of translocation. - Ann. Bot., 1963, 27(107), 379-402.
- Carr D.J. Metabolic and hormonal regulation of growth and development. - In: Trends in plant morphogenesis /Ed. E.G.Cutter. New York: J.Wiley, 1966, 253-283.
- Čermák J., Ulehla J., Kučera J., Penka M. Sap flow rate and transpiration dynamics in the full-grown oak (*Quercus robur* L.) in floodplain forest exposed to seasonal floods as related to potential evapotranspiration and tree dimensions. - Biologia Plantarum, 1982, 24(6), 446-460.
- Chalmers D.J., Wilson I.B. Productivity of peach trees: tree growth and water stress in relation to fruit growth and assimilate demand. - Ann. Bot., 1978, 42(178), 285-294.
- Charles-Edwards D.A. A model for leaf growth. - Ann. Bot., 1979, 44(5), 523-535.
- Charles-Edwards D.A., Ludwig L.J. A model for leaf photosynthesis

- by C_3 plant species. - Ann. Bot., 1974, 38(157), 921-930.
- Charles-Edwards D.A., Thornley J.H.W. Light interception by an isolated plant. A simple model. - Ann. Bot., 1973, 32(152), 919-928.
- Chartier P. Étude theorique de l'assimilation brute de la feuille. - Ann. physiol. vég., 1966, 8(3), 167-195.
- Chartier P. A model of CO_2 assimilation in the leaf. - In: Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Wageningen: Pudoc, 1970, 307-315.
- Chen C.W. Concepts and utilities of ecological model. - J. Sanitary Eng. Div., Proc. Am. Soc. Civil. Eng., 1970, 96(SAS), 1085-1098.
- Christy A.L. Mathematical models of Münch pressure flow: basic concepts and assumptions. - In: Transport and transfer processes in plants /Ed. I.F.Wardlaw, J.B.Passioura. New York: Academic Press, 1976, 363-368.
- Christy A.L., Ferrier J.M. A mathematical treatment of Münch's pressure-flow hypothesis of phloem translocation. - Plant Physiol., 1973, 52(6), 531-538.
- Christy A.L., Swanson C.A. Control of translocation by photosynthesis and carbohydrate concentrations of the source leaf. - In: Transport and transfer processes in plants /Ed. I.F.Wardlaw, J.B.Passioura. New York: Academic Press, 1976, 329-338.
- Chung H.-H., Barnes R.L. Photosynthate allocation in Pinus taeda. I. Substrate requirements for synthesis of shoot biomass. - Can. J. For. Res., 1977, 7, 106-111.
- Claassen N., Barber S.A. Simulation model for nutrient uptake from soil by a growing plant root system. - Agron. J., 1976, 68, 961-964.
- Clark H. Nitrogen metabolism and growth. - In: Fundamental aspects of normal and malignant growth /Ed. W.W.Nowinski. Amsterdam: Elsevier, 1960, 712-747.
- Clark J. Photosynthesis and respiration in white spruce and balsam fir. Syracuse: State University, College of Forestry, 1961, 72 p.
- Comparison of forest water and energy models /Ed.. S.Hallidin. Amsterdam: Elsevier, 1979, xi+258 p.

- Cook M.G., Evans L.T. Effects of sink size, geometry and distance from source on the distribution of assimilates in wheat. - In: Transport and transfer processes in plants /Ed. I.F.Wardlaw, J.B.Passioura. New York: Academic Press, 1976, 393-400.
- Cooper C.F. Carbon storage in managed forests. - Can. J. Forest Res., 1983, 13(1), 165-166.
- Cown D.J., McConhie D.L. Wood property variations in an oldcrop stand of radiata pine. - New Zealand J. Forestry Sc., 1980, 10(3), 508-520.
- Crafts A.S., Crisp C.E. Phloem transport in plants. San Francisco: W.H.Freeman, 1971, xxii+481 p.
- Cunningham G.L., Svvertsen J.P. The effect of nonstructural carbohydrate levels on dark CO₂ release in creosotebush. - Photosynthetica, 1977, 11(3), 291-295.
- Curry R.B., Baker C.H., Streeter J.G. SOYMOD: A dynamic simulator of soybean growth and development. - Transactions of the ASAE, 1975, 18(5), 963-968, 974.
- Davidson J.L. Effects of root/leaf temperature differentials on root/shoot ratios in some grasses and clover. - Ann. Bot., 1969, 33(131), 561-569.
- Davidson J.L., Philip J.R. Light and pasture growth. In: Climatology and Microclimatology. UNESCO, 1958, 181-187.
- Derome J.-R. Biological similarity and group theory. - J. Theor. Biol., 1977, 65(2), 369-378.
- Derome J.-R. On the relationship between metabolism and body mass. - J.Theor. Biol., 1978, 72(4), 757-759.
- DiToro D.M. Applicability of cellular equilibrium and Monod theory to phytoplankton growth kinetics. - Ecological Modelling, 1980, 8, 201-218.
- Dixon H.H. Transpiration and the ascent of sap in plants. London: MacMillan, 1914.
- Dixon K.R., Luxmoore R.J., Begovich C.L. CERES - A model of forest stand biomass dynamics for predicting trace contaminant, nutrient, and water effects. - Ecological Modelling, 1978, 5, 17-38, 93-114.
- Domen D.C., Geiger D.A. Effect of exogenously supplied foliar potassium on phloem loading in *Beta vulgaris* L. - Plant

- Physiol., 1979, 64(4), 528-533.
- Drew A.P., Ledig F.T. Seasonal patterns of CO_2 exchange in the shoot and root of loblolly pine seedlings. - Bot. Gaz., 1981, 142(2), 200-205.
- Dudek A., Ek A.R. A bibliography of worldwide literature on individual tree based forest stand growth models. - Minnesota University, Staff paper series, 1980, 12, 33 p.
- Dunberg A. Occurrence of gibberellin-like substances in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and their possible relation to growth and flowering. - Studia Forestalia Suecica, 1974, 111, 1-62.
- Eidmann F.E. Untersuchungen über die Wurtzelatmung und Transpiration unserer Hauptholzarten. - Schriftenreihe Akad. Dtsch. Forstwiss., 1943, 5, 1-144.
- Eidmann F.E., Schwenke H.J. Beiträge zur Stoffproduktion, Transpiration und Wurzelatmung einiger wichtiger Baumarten. - Forstwissenschaftliche Forschungen, 1967, 23, 1-46.
- Enouch H.Z., Sacks J.M. An empirical model of CO_2 exchange of C_3 plant in relation to light, CO_2 concentration and temperature. - Photosynthetica, 1978, 12(2), 150-157.
- Ericsson A. Seasonal changes in translocation of ^{14}C from different age-classes of needles on 20-year-old Scots pine trees (*Pinus sylvestris*). - Physiol. Plant., 1978, 43, 351-358.
- Ericsson A. Effects of fertilization and irrigation on the seasonal changes of carbohydrate reserves in different age-classes of needle on 20-year-old Scots pine trees (*Pinus sylvestris*). - Physiol. Plant., 1979, 45, 270-280.
- Ericsson A., Hellkvist J., Hillerdal-Hagströmer K., Larsson S., Mattsson-Diös E., Tenow O. Consumption on and pine growth hypotheses on effects on growth processes by needle-eating insects. - Ecol. Bull. (Stockholm), 1980, 32, 537-545.
- Eschrich W., Evert R.F., Young J.H. Solution flow in tubular semipermeable membranes. - Plante, 1972, 107(4), 279-300.
- Evans G.C. The quantitative analysis of plant growth. Oxford: Blackwell, 1972, xxviii+734 p.
- Farquhar G.D., von Caemmerer S. Modelling of photosynthetic response to environmental conditions. - In: Physiol. plant. ecol. 2. Water relations and carbon assimilation, 1982, 549-

- Ferrier J.M., Tyree M.T., Christy A.L. The theoretical time-dependent behaviour of a Münch pressure-flow system: the effect of sinusoidal time variation in sucrose loading and water potential. - *Can. J. Bot.*, 1975, 53(11), 1120-1127.
- Fick G.W., Williams W.A., Loomis R.S. Computer simulation of dry matter distribution during sugar beet growth. - *Crop Science*, 1973, 13(4), 413-417.
- Fiscus E.L., Klute A., Kaufmann M.R. An interpretation of some whole plant water transport phenomena. - *Plant Physiol.*, 1983, 71, 810-817.
- Fogel R. Root turnover and productivity of coniferous forests. - *Plant and Soil*, 1983, 71, 75-85.
- Franklin R.T. Insect influences on the forest canopy. - *Ecol. Studies*, 1970, 1, 86-99.
- Frey T.E.-A. Preliminary results of the IBP research into the Norway spruce. - In: *Structure and ecology of the temperate forest ecosystem*. Tartu, 1981, 9-16.
- Fritts H.C. *Tree rings and climate*. London: Academic Press, 1976, xiii+567 p.
- Gaastra P. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature, and stomatal diffusion resistance. - *Meded. Landbouwhoges. Wageningen*, 1959, 59(13), 1-68.
- Ganti T. A theory of biochemical supersystems and its application to problems of natural and artificial biogenesis. Budapest: Akademiai Kiado, 1979, 136 p.
- Garcia-Luis A., Guardiola J.L. Gibberellic acid starch breakdown in pea cotyledons. - *Ann. Bot.*, 1978, 42(178), 337-344.
- Geiger D.R. Control of partitioning and export of carbon in leaves of higher plants. - *Botanical Gazette*, 1979, 140(3), 241-248.
- Giaquinta R. Mechanism and control of phloem loading of sucrose. - *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 1980, 93, 43
- Gifford R.M., Evans L.T. Photosynthesis, carbon partitioning, and yield. - *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1981, 32, 485-509.
- Goeschl J.D., Magnuson C.E., De Michele D.W., Sharpe P.J.H. Concentration-dependent unloading as a necessary assumption

- for a closed from mathematical model of osmotically driven pressure flow in phloem. - *Plant Physiol.*, 1976, 58(4), 556-562.
- Gompertz B. On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and on a new mode of determining the value of Life Contingencies. - In: *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, II, 1825, 513-585.
- Goudriaan J. A family of saturation type curves, especially in relation to photosynthesis. - *Ann. Bot.*, 1979, 43(6), 783.
- Gould S.J. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. - *Biol. Rev.*, 1966, 41, 587-640.
- Gould S. Geometric similarity in allometric growth: a contribution to the problem of scaling in the evolution size. - *Am. Nat.*, 1971, 105(942), 113-136.
- Greenwood D.J., Wood J.T., Cleaver T.J. A dynamic model for the effects of soil and weather conditions on nitrogen response.. - *J. of Agricultural Sci.*, 1974, 82(3), 455-467.
- Grier C.C., Waring R.H. Conifer foliage mass related to sapwood area. - *Forest Sci.*, 1974, 20(3), 205-206.
- Günther B. On theories of biological similarity. - *Fortschritte der experimentellen und theoretischen Biophysik*, 1975, 19, 3-111.
- Heeder H.-E., Mengel K., Forster H. The effect of potassium on translocation of photosynthates and yield pattern of potato plants. - *J. Sc. Food and Agriculture*, 1973, 24(12), 1479-1487.
- Hell A.E., Schulze E.D., Lange O.L. Current perspectives of steady-state stomatal responses to environment. - In: *Water and plant life. Ecol. Studies No.19*, Springer Verlag, 1976, 169-188.
- Halldin S., Grip H., Perttu K. Model for energy exchange of a pine forest canopy. - In: *Comparison of forest water and energy exchange models* /Ed. S.Halldin. Amsterdam: Elsevier, 1979, 59-75.
- Hansen G.K., Jensen C.R. Growth and maintenance respiration in whole plants, tops and roots of *Lolium multiflorum*. - *Physiol. Plant.*, 1977, 39(2), 155-164.
- Häiri P., Kaipiainen L., Korpilahti E., Mäkelä A., Nilson T.,

- Oker-Blom P., Ross J., Salminen A. Structure, radiation and photosynthetic production in coniferous stands. Helsinki, 1985, 233 p.
- Heine A.W. Hydraulic conductivity in trees. - J. Exp. Bot., 1971, 22(72), 503-511.
- Hellkvist J., Richards G.P., Jarvis P.G. Vertical gradients of water potential and tissue water relations in Sitka spruce trees measured with the pressure chamber. - J. Appl. Ecol., 1974, 11, 637-668.
- Hempel G. Allometrische Studie an Pinus cembra ssp. sibirica (Rupr.) Kryl. und Abies sibirica (Ledeb.). - Arch. Forstwesen, 1968, 17(11), 1099-1115.
- Herman G.T., Vitányi P.M.B. Growth functions associated with biological development. - Am. Math. Monthly, 1976, 83(1), 1-15.
- Hesketh J.D., Jones J.W. Some comments on computer simulators for plant growth - 1975. - Ecological Modelling, 1976, 2, 235-247.
- Hill J.-M., Lee A.I. Solutions for transport through plant tissue. - J. Theor. Biol., 1982, 95(2), 409-411.
- Hillel D., Talpaz H. Simulation of root growth and its effect on the pattern of soil water uptake by a nonuniform root system. - Soil Science, 1976, 121(5), 307-312.
- Hillel D., Talpaz H., van Keulen H. A macroscopic-scale model of water uptake by a nonuniform root system and of water and salt movement in the soil profile. - Soil Science, 1976, 121(4), 242-255.
- Hinshelwood C.N. The chemical kinetics of the bacterial cell. Oxford: Clarendon Press, 1946, x+284 p.
- Ho L.C., Thornley J.H.M. Energy requirements for assimilate translocation from mature tomato leaves. - Ann. Bot., 1978, 42(178), 481-483.
- Hole C.C., Barnes A. Maintenance and growth components of carbon dioxide efflux from developing pea fruits. - Ann. Bot., 1980, 45, 295-307.
- Horn H.S. The adaptive geometry of trees. Princeton: Univ. Press, 1971, 144 p.
- Horwitz L. Some simplified mathematical treatments of trans-

- location in plants. - *Plant Physiol.*, 1958, 33(2), 81-93.
- Hozumi K., Kirita H., Nishioka M. Estimation of canopy photosynthesis and its seasonal change in a warm-temperature evergreen oak forest. - *Photosynthetica*, 1972, 6(2), 158-168.
- Hsiao T.C. Plant responses to water stress. - *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1973, 24, 519-570.
- Huber B. Die Trockenanpassungen in der Wipfelregion der Bäume und ihre Bedeutung für das Xerophytenproblem. - *J. Ecol.*, 1931, 19, 283-291.
- Huxley J.S. Problems of relative growth. New York: Dial Press, 1932, 296 p.
- Ingested T. Studies on the nutrition of forest tree seedlings. II. Mineral nutrition of spruce. - *Physiol. Plant.*, 1959, 12, 568-593.
- Ingested T. Macroelement nutrition of pine, spruce, and birch seedlings in nutrient solutions. - *Medd. Statens Skogsforskningsinst.*, 1962, 51(7), 1-150.
- Ingested T., Aronsson A., Ågren G.I. Nutrient flux density model of mineral nutrition in conifer ecosystems. - *Studia forestalia Suecica*, 1981, 160, 61-71.
- Item H. Model for the water regime of forests and meadow. - In: Comparison of forest water and energy exchange models. Amsterdam: Elsevier, 1979, 133-143.
- Ittner E. Der Tagesgang der Geschwindigkeit des Transpirationstromes im Stamm einer 75-jährigen Fichte. - *Oecologia Plantarum*, 1968, 3, 177-183.
- Iwasa Y., Cohen D., Leon J.A. Tree height and crown shape, as results of competitive games. - *J. Theor. Biol.*, 1984, 112(2), 279-297.
- Jacobsen O.S. Biological processes in the ecosystem. - In: Application of ecological modelling in environmental management, Part A /Ed. S.E.Jørgensen. Amsterdam: Elsevier, 1983, 55-105.
- Janish E. Das Exponentialgesetz als Grundlage einer vergleichenden Biologie. - *Abh. z. Th. d. org. Entw.* Berlin: Springer, 1927, H. 2, iv+383 S.
- Jarvis P.G. Plant water relations in models of tree growth. -

- Studia forestalia Suecica, 1981, 160, 51-60.
- Jarvis P.G. Production efficiency of coniferous forest in the UK.
- In: Physiol. processes limit. plant prod. proc. 30th Univ.
Nottingham East. Sch. Agr. Sci., Sutton Bonington, 2-5 Apr.,
1979. London, 1981a, 81-107.
- Jensen P., Pettersson S. Nutrient uptake in roots of Scots pine.
- Ecol. Bull. (Stockholm), 1980, 32, 229-237.
- Johansson N. The relation between the tree-stem's respiration and
its growth. - Svensk. Skogsvårdsförs. Tidskr., 1933, 10, 127-
134.
- Johnson J.R. A model of the partitioning of growth between the
shoots and roots of vegetative plants. - Annals of Botany,
1985, 55(3), 421-431.
- Kallis A., Kull K. Changes in the components of dark respiration
during the growing period and their relationship with the
growth of barley plants. - In: Produkce biomasy a tvorba
vynosu polnich plodin. Praha: Agroprojekt, 1977, 81-90.
- Kaltofen H. Quantitative Aspekte des Zusammenwirkens mehrerer
Wachstumsfaktoren. - Tagungsbericht: Akademie der Land-
wirtschaftswissenschaften der DDR, 1975, 139, 71-112.
- Kaltofen H. Die mathematische Behandlung des Pflanzenwachstums
und der Ertragsbildung - Rückblick und Ausblick. - Biologi-
sche Rundschau, 1979, 17(4), 229-248.
- Kaufmann M.R. A canopy model (AM-CWU) for determining transpi-
ration of subalpine forests. I, II. - Can. J. For. Res.,
1984, 14, 218-232.
- Kaufmann M.R., Troendle C.A. The relationship of leaf area and
foliage biomass to sapwood conducting area in four subalpine
forest tree species. - Forest Sci., 1981, 27(3), 477-482.
- Kavanagh A.J., Richards D.W. The autocatalytic growth curve. -
Am. Nat., 1934, 68(714), 54-59.
- Keller H.M. Model comparison to estimate consumptive use. - In:
Comparison of forest water and energy exchange models /Ed.
S. Hallidin. Amsterdam: Elsevier, 1979, 225-235.
- Keller I. Der Einfluss der Stickstoffernährung auf den Gaswechsel
der Fichte. - Allgemeine Forst- und Jagdzeitung, 1971,
142(4), 89-93.
- Kellomäki S. Tyypilannoitusten vaikutus havupuiden fotosynteesi-

- kapasiteettiin. - Silva Fennica, 1978, 12(3), 231-239.
- Keulen H. van. Simulation of water use and herbage growth in arid regions. Wageningen: Centre Agricultural Publishing and Documentation, 1975, 176 p.
- Khatamian H., Hilton R.J. The relationship between shoot growth and areas of trunk cross-section in several wood plant species. - Hort-Science, 1977, 12, 255-257.
- Kimmins J.P., Scoullar K.A., Feller M.C. FORCYTE - a computer simulation approach to evaluating the effect of whole tree harvesting on nutrient budgets and future forest productivity. - Mitt. d. forstl. Bundesversuchsanstalt (Wien), 1981, 140, 189-205.
- Kimmins J.P., Scoullar K.A. The role of modelling in tree nutrition research and site nutrient management. - In: Nutrition of plantation forests. London: Academic Press, 1984, 463-487.
- Kinerson R.S., Higginbotham K.O., Chapman R.C. The dynamics of foliage distribution within a forest canopy. - J. Appl. Ecol., 1974, 11, 347-353.
- King G.A.M. Applying a chemical modelling technique to ecological problems. - Ecol. Modelling, 1978, 5, 259-268.
- King G.A.M. Autocatalysis. - Chemical Society Reviews, 1978a, 7(2), 297-316.
- Kira T. Primary production of forests. - In: Photosynthesis and productivity in different environments /Ed. J.P.Cooper. London: Cambridge Univ. Press, 1975, 5-40.
- Kira T., Shidei T. Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the Western Pacific. - Jap. J. Ecology, 1967, 17(2), 70-87.
- Koppel A., Oja T. Regime of diffuse solar radiation in an individual Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) crown. - Photosynthetica, 1984, 18(4), 529-535.
- Köstler J.N., Brückner E., Bibelriehter H. Die Wurzeln der Waldbäume. Hamburg: P.Parey, 1968, 284 S.
- Kozłowski T.T. Growth and development of trees. - New York: Academic Press, 1971, vol. 1, xvi+443 p., vol. 2, xvi+514 p.
- Krigul T. Metsataksaatori teatmik. Tartu, 1969, 139 lk.
- Kull K. Kasv ja morfoloogia. - Rmt.: Bioloogiline produktiivsus

- ja seda määravad tegurid. Tartu, 1980, 25-29.
- Kull K. Bioloogilised eksperimendid arvutil. - Rmt.: Eksperimentaalbioloogia. Harku, 1985, 8-10.
- Kull K. Ecophysiological models of tree growth. - In: The plant cover of the Estonian SSR: Flora, vegetation and ecology /Ed. L. Laesimer, T. Kull. Tallinn: Valgus, 1987, 96-107.
- Kull K., Leht A. Autokatalüütilistest protsessidest biosüsteemides. - Rmt.: Eesti Looduseuurijate Seltsi aastaraamat. Tallinn: Valgus, 1984, 69, 59-70.
- Kull O., Koppel A. Net photosynthetic response to light intensity of shoots from different crown positions and age in *Picea abies* (L.) Karst. - Scand. J. For. Res., 1987, 2, 157-166.
- Kull O., Kull K., Koppel A. A model for the description of assimilate transport from the leaf in connection with photosynthesis and respiration. - In: Kinetics of photosynthetic carbon metabolism in C_3 plants, vol. 2. Tallinn: Valgus, 1985, p. 143.
- Kusumoto T. Effect of temperature on photosynthesis and respiration in the leaves of different canopy layers within the forest of Minamata area. - Bull. Fac. Educ., Univ. Kagoshima. Nat. Sci., 1977, 29, 35-52.
- Künstle E., Mitscherlich G. Photosynthese, Transpiration und Respiration in einem jungen Mischbestand. - Angew. Bot., 1978, 52(3-4), 233-252.
- Laird A.K. Dynamics of relative growth. - Growth, 1965, 29, 249-263.
- Laird A.K., Barton A.D., Tyler S.A. Growth and time: an interpretation of allometry. - Growth, 1968, 32(4), 347-354.
- Lambers H., Szaniawski R.K., de Visser A. Respiration for growth, maintenance and ion uptake. An evolution of concepts, methods, values and their significance. - Physiol. plant., 1983, 58(4), 556-563.
- Landsberg J.J. The number and quality of the driving variables needed to model tree growth. - Studia forestalia Suecica, 1981, 160, 43-50.
- Lang A. A model of mass flow in the phloem. - Austr. J. Plant Physiology, 1978, 5(4), 535-546.
- Lange O.L., Lösch R. Plant water relations. - Progress in Botany,

1979, 41, 10-43.

- Lärcher W. The effect of environmental and physiological variables on the carbon dioxide gas exchange of trees. - *Photosynthetica*, 1969, 3(2), 167-198.
- Larsen S., Tenow O. Needle-eating insects and grazing dynamics in a mature Scots pine forest in central Sweden. - *Ecol. Bull.* (Stockholm), 32, 1980, 269-306.
- Lassoie J. Stem dimensional fluctuations in Douglas fir of different crown classes. - *Forest Sc.*, 1979, 25(1), 132-144.
- Ledig F.T. A growth model for tree seedlings based on the rate of photosynthesis and distribution of photosynthate. - *Photosynthetica*, 1969, 3, 263-275.
- Ledig F.T., Drew A.P., Clark J.G. Maintenance and constructive respiration, photosynthesis, and assimilation rate in seedlings of pitch pine. - *Ann. Bot.*, 1976, 40, 289-300.
- Lee D.R. Synchronous pressure-potential changes in the phloem of *Fraxinus americana* L. - *Planta*, 1981, 151(4), 304-308.
- Leverenz J.W., Jarvis P.G. Photosynthesis in Sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.) VIII. The effects of light flux density and direction on the rate of net photosynthesis and the stomatal conductance of needles. - *J. Appl. Ecology*, 1979, 16, 919-932.
- Levi G. Wachstum und Körpergrösse. - *Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, 1925, 26, 87-342.
- Levitt J. Responses of plants to environmental stresses. - New York: Academic Press, 1972, 697 p.
- Leyton L. The relationship between the growth and mineral nutrition of conifers. - In: *The physiology of forest trees* /Ed. K.Thimann. New York, 1958, 323-345.
- Liebig J. von. Die Grundsätze der Agricultur-Chemie mit Rücksicht auf die in England angestellten Untersuchungen. Braunschweig: F.Vieweg, 1855, viii+152 S.
- Lieth H. The use of correlation models to predict primary productivity from precipitation or evapotranspiration. - In: *Water and plant life* /Ed. O.Lange, L.Kappen, E.-D.Schulze. Berlin: Springer, 1976, 392-407.
- Linder S. Photosynthesis and respiration in conifers. A classified reference list 1891-1977. - *Studia Forestalia Suecica*,

1979, 149, 72 p.

- Linder S., Troeng E. Photosynthesis and transpiration of 20-year-old Scots pine. - Ecol. Bull. (Stockholm), 1980, 32, 165-181.
- Linder S. Photosynthesis and respiration in conifers. A classified reference list, Supplement 1. - Studia Forestalia Suecica, 1981, 161, 32 p.
- Linser H., Kaindl K. Versuch einer biophysikalischen Deutung des Mitscherlichen Ertragsgesetzes. - Biologia Generalis, 1951, 19(3), 349-367.
- Liu C.J., Keister T.D. Southern pine stem form defined through principal component analysis. - Can. J. Forest Research, 1978, 8, 188-197.
- Loeb J. Vorlesungen über die Dynamic der Lebenserscheinungen. Leipzig: J.A.Barth, 1906, 324 S.
- Loeb J. Über den chemischen Charakter des Befruchtungsvorganges und seine Bedeutung für die Theorie der Lebenserscheinungen. Leipzig: W.Engelmann, 1908, 31 S.
- Lohammar T., Larsson S., Linder S., Falk S.O. FAST - Simulation models of gaseous exchange in Scots pine. - Ecol. Bull. (Stockholm), 1980, 32, 505-523.
- Lommen P.W., Schwintzer C.R., Yocum C.S., Gates U.M. A model describing photosynthesis in terms of gas diffusion and enzyme kinetics. - Planta, 1971, 98(3), 195-220.
- Loomis R.S., Rabbinge R., Ng E. Explanatory models in crop physiology. - Ann. Rev. Plant Physiology, 1979, 30, 339-367.
- Lotka A. Elements of physical biology. Baltimore: Williams and Wilkins, 1925, xxx+460 p.
- Ludwig L.J., Saeki T., Evans L.T. Photosynthesis in artificial communities of cottonplants in relation to leaf area. 1. Experiments with progressive defoliation of mature plants. - Austr. J. Biol. Sci., 1965, 18, 1103-1118.
- Lumer H. The consequences of sigmoid growth for relative growth functions. - Growth, 1937, 1(2), 140-154.
- Lynch D.W. Measuring and predicting growth of even-aged stands. - In: Tree growth /Ed. T.T.Kozlowski. New York: Ronald Press, 1962, 401-406.
- MacLean K.S., Robertson R.G. Variation in the major element

- content of red spruce foliage with season, crown position, tree and tissue age. - Commun. in Soil Science and Plant Analysis, 1981, 12(1), 39-49.
- MacRobbie E.A.C. Phloem translocation. - Biological Reviews, 1971, 46(4), 429-481.
- Madgwick H.A.I. Biomass and productivity models of forest canopies. - In: Analysis of temperate forest ecosystems /Ed. D.E.Reichle. Berlin: Springer, 1970, 47-54.
- Madsen K.S. A growth curve model for studies in morphometrics. - Biometrics, 1977, 33(4), 659-669.
- Maggs D.H. The distance from tree base to shoot origin as a factor in shoot and tree growth. - J.Horticultural Sc., 1964, 39(4), 298-307.
- Maier-Maercker U. "Peristomatal transpiration" and stomatal movement: a controversial view: VIII. Stomatal control by conditions of water supply and peristomatal transpiration. - Z. Pflanzenphysiol. 1981, 10(1), 15-25.
- Maillette L. Structural dynamics of silver birch. II. A matrix model of the bud population. - J. Appl. Ecol., 1982, 19(1), 219-238.
- Mäkelä A. Dynamics of biomass and light conditions in Scots pine stands. - Helsinki Univ. of Technology Systems Theory Lab. Report Series, 1982, B67, ii+146 p.
- Marco H.F. The anatomy of spruce needles. - J.Agric. Res., 1939, 58(5), 257-268.
- Martinez H. Biological similarity relative to allometric quantities. - BMB, 1965, 27, 131-133.
- Mathematics and plant physiology. London: Academic Press, 1981, 320 p.
- Matsuda M., Baumgartner A. Ökosystematische Simulation des Nutzeffektes der Sonnenenergie für Wälder. - Forstw. Cbl., 1975, 94(2-3), 89-104.
- Mattson W.J. Herbivory in relation to plant nitrogen content. - Ann. Review of Ecology and Systematics, 1980, 11, 119-161.
- Mattson-Djos E. Water relations I. The intact tree (*Pinus silvestris*). - Acta Universitatis Upsaliensis. Abstracts of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science, 1984, 747, 1-56.

- McCree K.J. An equation for rate of respiration of white clover plants grown under controlled conditions. - In: Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Wageningen: Pudoc, 1970, 221-229.
- McCree K.J. Equation for the rate of dark respiration of white clover and grain sorghum, as function of dry weight, photosynthetic rate and temperature. - Crop. Sci., 1974, 14, 509-514.
- McCree K.J. Maintenance requirements of white clover at high and low growth rates. - Crop Science, 1982, 22(2), 345-351.
- McCree K.J., Troughton J.H. Prediction of growth rate at different light levels from measured photosynthesis and respiration rates. - Plant Physiol., 1966, 41(4), 559-566.
- McCree K.J., Troughton J.H. Non-existence of an optimum leaf area index for the production rate of white clover grown under constant conditions. - Plant Physiol., 1966a, 41(10), 1615-1622.
- McKinion J.M., Baker D.N. Dynamic crop modelling: a synergism of computers, experimental research, and the scientific method. - In: Analysis of ecological systems: state-of-the-art in ecological modelling /Ed. W.K.Lauenroth, G.V.Skoogerboe, M.Flüg. Amsterdam: Elsevier, 1983, 503-509.
- McMahon T. Size and shape in biology. - Science, 1973, 179(4079), 1201-1204.
- McMahon T.A. Scaling physiological time. - Lectures on mathematics in the life sciences, 1980, 13, 131-163.
- McMahon T.A., Kronauer A.E. Tree structures: deducing the principle of mechanical design. - J. Theor. Biol., 1976, 59, 443-466.
- McMurtrie R. A plant-water model with implications for the management of water catchments. - Lecture Notes in Biomathematics, 1981, 40, 206-224.
- McMurtrie R. Suppression and dominance of trees with overlapping crowns. - J. Theor. Biol., 1981a, 89(1), 151-174.
- McMurtrie R., Wolf L. Above- and below-ground growth of forest stands: a carbon budget model. - Ann. Bot., 1983, 52(4), 437-448.
- Meier C.E., Grier C.C., Cole D.W. Below- and aboveground N and P

- use by *Abies amabilis* stands. - Ecology, 1985, 66(6), 1928-1942.
- Meyer-Abich A. Geistesgeschichtliche Grundlagen der Biologie. Stuttgart: G.Fischer, 1963, x+322 S.
- Milburn J.A. Phloem transport in *Ricinus*: concentration gradients between source and sink. - Planta, 1974, 11(4), 303-319.
- Milburn J.A. Pressure flow. - In: Encyclopedia of Plant Physiology. N.S., 1975, vol. 1 /Ed. M.H.Zimmermann, J.A.Milburn. Berlin: Springer, 328-353.
- Milford G.F.J., Pearman J. The relationship between photosynthesis and the concentrations of carbohydrates in the leaves of Sugar beet. - Photosynthetica, 1975, 9(1), 78-83.
- Miller E.W. Number of branchlets on red pine in young plantations. - Forest Science, 1965, 11, 42-49.
- Miller D.M. The reciprocating flow hypothesis of translocation in plants. - Can. J. Bot., 1973, 51(9), 1623-1628.
- Miller D.M. A further analysis of reciprocating flow in phloem tubes. - Can. J. Bot., 1975, 53(11), 1149-1152.
- Mitscherlich E.A. Das Gesetz des Minimums und das Gesetz des abnehmenden Bodenertrages. - Landwirtschaftliche Jahrbücher, 1909, 38, 537-552.
- Mitscherlich E.A. Das Gesetz des Pflanzenwachstums. - Landwirtschaftliche Jahrbücher, 1919, 53, 167-182.
- Moldau H., Karolin A. Effect of the reserve pool on the relationship between respiration and photosynthesis. - Photosynthetica, 1977, 11(1), 38-47.
- Möller C.M. Untersuchungen über Laubmenge, Stoffverlust und Stoffproduktion des Waldes. - Det forstlige Forsøgsvæsen i Danmark, 1945, 17(1), 1-300.
- Möller C.M. The effect of thinning, age, and site on foliage, increment, and loss of dry matter. - Journal of Forestry, 1947, 45(6), 393-404.
- Möller C.M., Müller D., Nielsen J. Ein Diagramm der Stoffproduktion im Buchenwald. - Ber. Schweiz. Bot. Ges., 1954, *64, 487-494.
- Monselesse S.P., Varga A., Bruinsma J. Growth analysis of the tomato fruit, *Lycopersicon esculentum* Mill. - Ann. Bot., 1978, 42(181), 1245-1247.

- Monsi M. Dry-matter reproduction in plants. - Bot. Mag., 1960, 73(861), 81-90.
- Monsi M. Mathematical models of plant communities. - In: Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level /Ed. F.E.Eckardt. UNESCO, 1968, 131-149.
- Monsi M., Seeki T. Über den Lichtfactor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. - Jap. J. Bot., 1953, 14(1), 22-52.
- Moorby J., Wareing P.F. Ageing in woody plants. - Ann. Bot., 1963, 27(106), 291-308.
- Münch E. Dynamic der Saftströmungen. - Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft, 1926, 44, 69-71.
- Münch E. Versuche über den Saftkreislauf. - Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft, 1927, 45, 340-356.
- Münch E. Die Stoffbewegungen in der Pflanze. Jena: G.Fischer, 1930, vii+234 S.
- Munro D.D. Forest models - a prognosis. - In: Growth models for tree and stand simulation /Ed. J.Fries. Stockholm: Skogshögskolan, 1974, 7-21.
- Napp-Zinn K. Anatomie des Blattes. - In: Handbuch des Pflanzenanatomie, VIII(1). Berlin-Nikolassee: Gebrüder Borntraeger, 1966, xiv+370 S.
- Neales T.F., Incoll L.D. The control of leaf photosynthesis rate by the level of assimilate concentration in the leaf: a review of the hypothesis. - Bot. Rev., 1968, 34(2), 107-125.
- Nelson C.D. The production and translation of photosynthate - C¹⁴ in conifers. - In: The formation of wood in forest trees /Ed. M.H.Zimmermann. N.Y.: Academic Press, 1964, 243-257.
- Nightingale G.T. Nitrate and carbohydrate reserves in relation to nitrogen nutrition of pineapple. - Bot. Gaz., 1942, 103(3), 409-456.
- Nightingale G.T. Potassium and phosphate nutrition of pineapple in relation to nitrate and carbohydrate reserves. - Bot. Gaz., 1942a, 104(2), 191-223.
- Nilson T. A theoretical analysis of the frequency of gaps in plant stands. - Agr. Meteorol., 1971, 8, 25-38.
- Ninomiya I., Hozumi K. Respiration of forest trees (I). Measurement of respiration in *Pinus densi-thunbergii* Uveki by a

- enclosed standing tree method. - J. Jap. For. Soc., 1981, 63(1), 8-18.
- Nye P.H., Brewster J.L., Bhat K.K.S. The possibility of predicting solute uptake and plant growth response from independently measured soil and plant characteristics. I. The theoretical basis of the experiments. - Plant and Soil, 1975, 42(1), 161-170.
- Oettingen A.J. Phänologie der Dorpater Lignosen. Ein Beitrag zur Kritik phänologischer Beobachtungs- und Berechnungsmethoden. Dorpat: H. Laakmann, 1879, 112 S.
- Oja T. Kõrgema taime kasv: matemaatiline mudel. - ELUSi aastaraamat, 1984, 69, 145-146.
- Oker-Blom P., Kellomäki S. Theoretical computations of the role of crown shape in the absorption of light by forest trees. - Math. Biosci., 1982, 59(2), 291-311.
- Oohata S., Shinozaki K. A statical model of plant form - further analysis of the pipe model theory. - Jap. J. Ecol., 1979, 29(4), 323-335.
- Ostwald W. Über die zeitlichen Eigenschaften der Entwicklungsvorgänge. - In: Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen, 5. Leipzig: W. Engelmann, 1908, xi+71 S.
- Oszlonyi J. Structure of tree species biomass in forest stands. - Ekologiv (ČSSR), 1983, 2(4), 431-447.
- Paltridge G.W. On the shape of trees. - J. Theor. Biol., 1973, 38(1), 111-137.
- Parkhurst D.F. Mesophyll resistance to photosynthetic carbon dioxide uptake in leaves: dependence upon stomatal aperture. - Can. J. Bot., 1984, 62(1), 163-165.
- Partridge D., Lopez P.D., Johnston V.S. Computer programs as theories in biology. - J. Theor. Biol., 1984, 108(4), 539-564.
- Passioura J.B. A mathematical model for the uptake of ions from the soil solution. - Plant and Soil, 1963, 18(2), 225-238.
- Passioura J.B. Translocation and the diffusion equation /Ed. J.F. Wardlaw, J.B. Passioura. New York: Academic Press, 1976, 357-361.
- Pate J.S. Uptake, assimilation and transport of nitrogen com-

- pounds by plants. - Soil Biology and Biochemistry, 1973, 5(1), 109-119.
- Pate J.S. Nutrient mobilization and cycling: case studies for carbon and nitrogen in organs of a legume. - In: Transport and transfer processes in plants / Ed. I.F.Wardlaw, J.B.Passioura. New York: Academic Press, 1976, 447-462.
- Peat W.E. Relationships between photosynthesis and light intensity in the tomato. - Ann. Bot., 1970, 34(135), 319-328.
- Peel A.J. Movement of sugars and phosphates into the sieve elements of willow /Ed. L.C.Luckwill, C.V.Cutting. London: Academic Press, 1970, 129-141.
- Penning de Vries F.W.T. Respiration and growth. - In: Crop processes in controlled environments /Ed. A.R.Rees, K.E.Cockshull, D.W.Hand, R.G.Hurd. London: Academic Press, 1972, 327-347.
- Penning de Vries F.W.T. Substrate utilization and respiration in relation to growth and maintenance in higher plants. Proefschrift. Wageningen, 1973, vi+109 p.
- Penning de Vries F.W.T., Brunsting A.H.M., Van Laar H.H. Products, requirements and efficiency of biosynthesis: a quantitative approach. - J. Theor. Biol., 1974, 45, 339-377.
- Penning de Vries F.W.T. Use of assimilates in higher plants. - In: Photosynthesis and productivity in different environments /Ed. J.P.Cooper, 1975, 459-480.
- Penning de Vries F.W.T. The cost on maintenance processes in plant cells. - Ann. Bot., 1975a, 39, 77-92.
- Penning de Vries F.W.T., Witlage J.M., Kremer D. Rates of respiration and of increase in structural dry matter in young wheat, ryegrass and maize plants in relation to temperature, to water stress and to their sugar content. - Ann. Bot., 1979, 44, 595-609.
- Penrose L.S. A note on the relation of rate of growth to structure in plants. - New Phytol., 1925, 24, 294-299.
- Person H.A. The distribution and productivity of fine roots in boreal forests. - Plant and Soil, 1983, 71, 87-101.
- Persson T., Bååth E., Clarholm M., Lundkvist H., Söderström B.E., Söhlenius E. Trophic structure, biomass, dynamics and carbon metabolism of soil organisms in a Scots pine forest. - Ecol.

- Bull. (Stockholm), 1980, 32, 419-459.
- Pharis R.P., Barnes R.L., Naylor A.W. Effects of nitrogen level, calcium level and nitrogen source upon the growth and composition of *Pinus taeda* L. - *Physiol. Plant.*, 1964, 17(3), 560-572.
- Phipps R.L. Simulation of wetlands forest vegetation dynamics. - *Ecological Modelling*, 1979, 2, 257-288.
- Physiology of tree crops /Ed. L.C.Luckwill, C.V.Cutting. London: Academic Press, xiii+382 p.
- Pisek A., Winkler E. Assimilationsvermögen und Respiration der Fichte (*Picea excelsa* Link) in verschiedener Höhenlage und der Zirbe (*Pinus cembra* L.) an der alpinen Waldgrenze. - *Planta*, 1958, 51, 518-543.
- Pork K., Arold U., Lutsar V. Precipitation, evaporation, soil temperature and moisture in 1970 and 1971. - In: *Spruce forest ecosystem structure and ecology*, 1 /Ed. T.Frev. Tartu, 1977, 55-82.
- Promnitz L.C. A photosynthate allocation model for tree growth. - *Photosynthetica*, 1975, 9(1), 1-15.
- Rafes P.M. Estimation of the effects of phytophagous insects on forest production. - *Ecol. Studies*, 1970, 1, 100-106.
- Rao C.R. The theory of least squares when the parameters are stochastic and its application to the analysis of growth curves. - *Biometrika*, 1965, 52, 447-458.
- Raschke K. Stomatal response to pressure changes and interruptions in the water supply of detached leaves of *Zea mays* L.. - *Plant Physiol.*, 1970, 45(4), 415-423.
- Rashevsky N. *Mathematical biophysics*. Chicago: Univ. Press, 1938, xviii+340 p.
- Reed H.S. Growth and differentiation in plants. - *Quart. Rev. Biol.*, 1927, 2(1), 79-101.
- Reeve E., Huxley J. Some problems in the study of allometric growth. - In: *Essays on growth and form*. London: Oxford Univ. Press, 1945, 121-156.
- Reintam L., Kaasik E. A study of the soil solution by means of lysimetric vessels and chromatographic columns. - In: *Spruce forest ecosystems structure and ecology*, 1/Ed. T.Frev. Tartu, 1977, 115-142.

- Rensch B. Neuere Probleme der Abstammungslehre. Stuttgart: F.Enke, 1972, xii+468 S.
- Reynolds J.F., Thornley J.H.M. A shoot: root partitioning model. - Ann. Bot., 1982, 49(5), 585-597.
- Richards D. Root-shoot interaction: functional equilibria for nutrient uptake in Peach (*Prunus persica* (L.) Batsch.). - Ann. Bot., 1978, 42(181), 1039-1043.
- Richards D., Rowe R.N. Root-shoot interactions in peach: the functions of the root. - Ann. Bot., 1977, 41(176), 1211-1216.
- Richter H. Frictional potential losses and total water potential in plants: a re-evaluation. - J. Exp. Botany, 1973, 24(83), 983-994.
- Robertson T.B. On the normal rate of growth of an individual and its biochemical significance. - Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen, 1908, 25(4), 581-614.
- Robertson T.B. The chemical basis of growth and senescence. London: J.B.Lippincott, 1923, 389 p.
- Robson M.J. The growth and development of simulated swards of perennial ryegrass. II. - Ann. Bot., 1973, 37(151), 501-518.
- Rose D.W., Promnitz L.C. Verification of a forest stand simulation model. - Angew. Botanik, 1975, 49, 1-10.
- Ross S.M., Tyree M.T. Mason and Maskell's diffusion analogue reconciled with a translocation theory. - Ann. Bot., 1979, 44(5), 637-640.
- Running S.W., Waring R.H., Rydell R.A. Physiological control of water flux in conifers. - Oecologia, 1975, 18(1), 1-16.
- Ryle G.J.A., Cobby J.M., Powell C.E. Synthetic and maintenance respiratory losses of $^{14}\text{CO}_2$ in unculm barley and maize. - Ann. Bot., 1976, 40(167), 571-586.
- Sandland R.L., McGilchrist C.A. Stochastic growth curve analysis. - Biometrics, 1979, 35(1), 255-271.
- Schmidt-Vogt H. Die Fichte. Ein Handbuch in zwei Bänden. Bd. 1. Hamburg: Paul Parey, 1977, xviii+647 S.
- Senser M., Beck E. On the mechanisms of frost injury and frost hardening of spruce chloroplasts. - Planta, 1977, 137, 195-201.
- Shinozaki K., Yoda K., Hozumi K., Kira T. A quantitative analysis

- of plant form - the pipe model theory. I. - *Jap. J. Ecol.*, 1964, 14, 97-105.
- Shine C. Measuring and predicting growth in all-age stands. - In: *Tree growth*. New York: Ronald, 1962, 385-400.
- Sholl D.A. Regularities in growth curves, including rhythms and allometry. - In: *Dynamics of growth process* /Ed. E.J.Boell. Princeton, 1954, 224-241.
- Shugart H.H. A theory of forest dynamics. The ecological implications of forest succession models. N.Y.: Springer, 1984, xiv-278 p.
- Shugart H.H., Emanuel W.R., West D.C., Deangelis D.L. Environmental gradients in a simulation model of a beech-yellow-poplar stand. - *Math. Biosci.*, 1980, 50(3-4), 163-170.
- Shugart H.H., Goldstein R.A., O'Neill R.V., Mankin J.B. TEEM: a terrestrial ecosystem energy model for forests. - *Oecologia Plantarum*, 1974, 9(3), 231-264.
- Shugart H.H., West D.C. Development of an Appalachian deciduous forest succession model and its application to assessment of the chestnut blight. - *J. Environ. Management*, 1977, 5, 161-179.
- Shugart H.H., West D.C. Forest succession models. - *BioScience*, 1980, 30(5), 308-313.
- Shulze E.D., Fuchs M.I., Fuchs M. Spatial distribution of photosynthetic capacity and performance in a mountain spruce forest. I. Biomass distribution and daily CO₂ uptake in different crown layers. - *Oecologia*, 1977, 29, 43-61.
- Sinclair T.R., Goudriaan J., de Wit C.T. Mesophyll resistance and CO₂ compensation concentration in leaf photosynthesis models. - *Photosynthetica*, 1977, 11(1), 55-65.
- Singh P., Naik M.S. Effect of photosynthesis on dark mitochondrial respiration in green cells. - *FEBS lett.*, 1984, 165(2), 145-150.
- Sinnott E.W. Factors determining character and distribution of food reserves in woody plants. - *Bot. Gaz.*, 1918, 66, 162-175.
- Slavik B. Methods of studying plant water relations. Prague: Academia, 1974, xviii+449 p.
- Smith U.L. Nitrogen, phosphorus, and potassium utilization in the

- plant-soil system: an analytical model. - Soil Science Society of America Journal, 1976, 40(5), 704-714.
- Sollins P., Goldstein R.A., Manklin J.B., Murphy C.E. Analysis of forest growth and water balance using complex ecosystem models. - In: Dynamic properties of forest ecosystem. 1981, 537-565.
- Sollins P., Harris W.F., Edwards N.T. Simulating the physiology of a deciduous forest. - In: Systems analysis and simulation in ecology. 1976, 173-218.
- Solomon D.S. Individual tree growth of red spruce as related to tree characteristics and environmental influences. - Mitt. Forstl. Bundesversuchs aust. Wien, 1980, 130, 233-240.
- Sovonick-Dunford S., Lee D.R., Zimmermann M.H. Direct and indirect measurements of phloem turgor pressure in White Ash. - Plant Physiol., 1981, 68(1), 121-126.
- Spain J.D. BASIC microcomputer models in biology. London: Addison-Wesley, 1982, xiii+354 p.
- Spanner D.C. The Münch hypothesis, freeze-substitution and the structure of sieve-plate pores. - Ann. Bot., 1978, 42(178), 485-488.
- Stark N. Transpiration of *Abies concolor*. - Bot. Gaz., 1969, 130(3), 143-149.
- Sutrop U., Kull K. Theoretical biology in Estonia. Tallinn: Valgus, 1985, 28 p.
- Sweet G.B., Wareing P.F. Role of plant growth in regulating photosynthesis. - Nature (Lond.), 1966, 210(5031), 77-79.
- Swift L.W., Swank W.T., Mankin J.B., Luxmoore R.J., Goldstein R.A. Simulation of evapotranspiration and drainage from mature and clear-cut deciduous forests and young pine plantation. - Water Resour. Res., 1975, 11, 667-673.
- Szaniawski R.K. Growth and maintenance respiration of shoots and roots in Scots pine seedlings. - Z. Pflanzenphysiologie, 1981, 101(5), 591-598.
- Tanaka A. Efficiency in respiration. - In: Proceedings symposium rice breeding. Los Banos, 1972, 483-496.
- Tappu E. Eesti NSV puistute keskmised takseertunnused puistu areamispuulipi. Boniteedi ja vanuse järgi. Tallinn., 1982, 73 lk.

- The formation of wood in forest trees /Ed. M.H.Zimmermann. New York: Academic Press, 1984, xv+562 p.
- Thompson D A.W. On growth and form. Cambridge: Univ. Press, 1917, 793 p.
- Thompson D'Arcy W. On growth and form. Cambridge: Univ. Press, 1942, 1116 p.
- Thornley J.H.M. A model to describe the partitioning of photosynthate during vegetative plant growth. - Ann. Bot., 1969, 33, 419-430.
- Thornley J.H.M. Respiration growth and maintenance in plants. - Nature, 1970, 227(5255), 304-305.
- Thornley J.H.M. A balanced quantitative model for root: shoot ratios in vegetative plants. - Ann. Bot., 1972, 36, 431-441.
- Thornley J.H.M. Mathematical models in plant physiology. London: Academic Press, 1976, xvi+318 p.
- Thornley J.H.M. Growth, maintenance and respiration: a re-interpretation. - Ann. Bot., 1977, 41, 1191-1203.
- Tomlinson P.B. Stem structure in arborescent monocotyledons. - In: The formation of wood in forest trees. New York: Academic Press, 1964, 65-86.
- Tooming H. Mathematical model of plant photosynthesis considering adaptation. - Photosynthetica, 1967, 1(3-4), 233-240.
- Tranquillini W. Physiological ecology of the Alpine timberline. Berlin: Springer, 1979, 131 p.
- Tree growth /Ed. T.T.Kozlowski. New York: Ronald Press, 1962, ix+442 p.
- Troughton A. The rate of growth and partitioning of assimilates in young grass: a mathematical model. - Ann. Bot., 1977, 41(173), 553-565.
- Tyree M.T., Christy A.L., Ferrier J.M. A simpler iterative steady state solution of Münch pressure-flow systems applied to long and short translocation paths. - Plant Physiol., 1974, 54(4), 589-600.
- Tyree M.T., Dainty J. Theoretical considerations. - In: Encyclopedia of plant physiology. 1. /Ed. M.H.Zimmermann, J.A.Milburn. Berlin: Springer, 1975, 367-392.
- Tyree M.T., Graham M.E.D., Cooper K.E., Bazos L.J. The hydraulic architecture of *Thuja occidentalis*. - Can. J. Bot., 1983.

61(8), 2105-2111.

- Uexküll J. von. Theoretische Biologie. Berlin: Springer, 1928, x+254 S.
- Uven M.J.van. Die theoretischen Beziehungen zwischen Erteertrag und Düngung und deren experimentelle Prüfung. - Z. für Pflanzenernährung, Düngung und Bodenkunde, 1932, 27(3/4), 162-193.
- Valen L. van. Body size and numbers of plants and animals. - Evolution, 1973, 27(1), 27-35.
- Veen B.W. Energy cost of ion transport. - In: Genetic engineering - of osmoregulation /Ed. D.W.Rains, R.C.Valentine, A.Hollaender. New York: Plenum Press, 1980, 187-195.
- Veroman P., Kull K. Valguskonkurentsiti toimest taimele suures taotusele. - In: Schola biotheoretica, 11. Tartu, 1985, 16-21.
- Visser W.C. Formulae for the ecological reaction of crop yields. - In: The water relations of plants /Ed. A.J.Rutter, F.H.Whitehead. London: Blackwell, 1963, 326-339.
- Visser W.C. Theoretische Betrachtungen über Pflanzenerträge, Wachstumsfaktoren und Wasserverbrauch. - Z. für Acker- und Pflanzenbau, 1964, 119(4), 293-308.
- Visser W.C. Mathematical models in soil productivity studies, exemplified by the response to nitrogen. - Plant and Soil, 1969, 30(2), 161-182.
- Vogt K.A., Grier C.C., Meier C.E., Edmonds R.L. Mycorrhizal role in net primary production and nutrient cycling in *Abies amabilis* ecosystems in western Washington. - Ecology, 1982, 63(2), 370-380.
- Wardlaw I.F. Assimilate partitioning: cause and effect. - In: Transport and transfer processes in plants /Ed. I.F.Wardlaw, J.B.Passioura. New York: Academic Press, 1976, 381-391.
- Wareing P.F. Growth and its coordination in trees. - In: Physiology of tree crops /Ed. L.C.Luckwill, C.V.Cutting. London: Academic Press, 1970, 1-21.
- Wareing P.F., Patrick J. Source-sink relations and the partition of assimilates in the plant. - In: Photosynthesis and productivity in different environments /Ed. J.P.Cooper. Cambridge: Univ. Press, 1975, 481-499.

- Waring R.H., Running S.W. Water uptake, storage and transpiration by conifers: a physiological model. - In: Water and plant life /Ed. O.L.Lange, L.Kappen, E.-D.Schulze. Berlin: Springer, 1976, 189-202.
- Warren-Wilson J. Control of crop processes. - In: Crop Processes in controlled environments /Ed. A.R.Rees, K.E.Cockshull, D.W.Hand, R.G.Hurd. London: Academic Press, 1972, 7-30.
- Weatherley P.E. Solution flow in tubular semi-permeable membranes. - *Planta*, 1973, 110(2), 183-187
- Weidemann G. A model of energy flow through consumer compartments in a beech forest. - *Göttinger Bodenkundliche Berichte*, 1974, 30, 186-197.
- Weir G.J. Analysis of Munch theory. - *Mathematical Biosciences*, 1981, 56(1-2), 141-152.
- Wenk G. Mathematische Formulierung von Wachstumsprozessen in der Forstwirtschaft. - *Beiträge f.d. Forstwirtschaft*, 1978, 1, 25-30.
- West P.W. A model for biomass growth of individual trees in forest monoculture. - *Ann. Bot.*, 1987, 60, 571-577.
- White J. The allometric interpretation of the self-thinning rule. - *J. Theor. Biol.*, 1981, 89(3), 475-500.
- Wilson B.F. Increase in cell wall surface area during enlargement of cambial derivatives in *Abies concolor*. - *Am. J. Bot.*, 1963, 50(1), 95-102.
- Wilson B.F. The growing tree. Amherst: Univ. of Massachusetts Press, 1970.
- Wilson B.F., Archer R.R. Reaction wood: induction and mechanical action. - *Annual review of plant physiology*, 1977, 28, 23-43.
- Wit C.T.de. Potential photosynthesis of crop surfaces. - *Neth. J. Agric. Sci.*, 1959, 2, 141-149.
- Wit C.T.de, Brouwer R. Über ein dynamisches Modell des vegetativen Wachstums von Pflanzenbeständen. - *Angew. Bot.*, 1986, 42(1-2), 1-12.
- Wit C.T.de, Brouwer R., Penning de Vries F.W.T. The simulation of photosynthetic systems. - In: *Prediction and Measurement of Productivity*. Wageningen: Pudoc, 1970, 47-70.
- Witten M. Modelling cellular systems and aging processes: I.

- Mechanisms of ageing and development. 1981, 17(1), 53-94.
- Wong S.C., Cowan J.R., Farquhar G.D. Leaf conductance in relation to assimilation in *Eucalyptus pauciflora* Sieb. ex Speng. - Plant Physiol., 1978, 62(4), 670-674.
- Wong S.C., Cowan J.R., Farquhar G.D. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. - Nature, 1979, 282(5737), 424-426.
- Woodwell G.M., Botkin D.B. Metabolism of terrestrial ecosystems by gas exchange techniques: the Brookhaven approach. - In: Analysis of Temperate Forest Ecosystems /Ed. D.E.Reichle. Ecol. Studies, 1970, 1, 73-85.
- Wright I.P., Fischer D.P. Direct measurement of sieve tube turgor pressure using severed aphid stylets. - Plant Physiol., 1980, 65(6), 1133-1135.
- Yandle D.O., Wiant H.V. Estimation of plant biomass on the allometric equation. - Can. J. Forest Research, 1981, 11(4), 833-834.
- Yates F. The place of statistics in the study of growth and form. - Proc. Roy. Soc. Lond., 1950, 137, 479.
- Yoda K., Shinozaki K., Ogawa H., Hozumi K., Kira T. Estimation of the total amount of respiration in woody organs of trees and forest communities. - J. Biol. Osaka City Univ., 1965, 16, 15-26.
- Yoshida S. Physiological aspects of grain yield. - Ann. Rev. Plant Physiol., 1972, 23.
- Young J.H., Evert R.F., Eschrich W. On the volume-flow mechanism of phloem transport. - Planta, 1973, 113(4), 355-366.
- Zeide B. Ranking of forest growth factors. - Env. Exp. Bot., 1980, 20(4), 421-427.
- Zimmermann M.H., Brown C.L. Trees structure and function. Berlin: Springer, 1971, xiv+336 p.
- Żelawski W. Modelling of the dry matter accumulation in plants by means of asymptotic (logistic) and exponential functions. - In: Studia forestalia suecica, 1981, 160, 31-38.
- Żelawski W., Lech A. Growth function characterizing dry matter accumulation of plants. - Bull. Ac. Pol. Sci., 1979, 27(8), 675-681.
- Żelawski W., Lech A. Logistic growth functions and their

- applicability for characterizing dry matter accumulation in plants. - *Acta Physiologiae Plant.*, 1980, 2(2), 187-194.
- Żelawski W., Sztencel I. Relative growth rate and its ontogenetic drift in growth analysis of plants. - *Acta Physiologiae Plantarum*, 1981, 3(2), 85-94.
- Żelawski W., Zajączkowska J., Morteczka H. Photosynthesis of young and old trees of Scots pine (*Pinus silvestris* L.) in relation to ageing phenomena. - *Pol. Ecol. Stud.*, 1981, 2(3-4), 453-462.
- Zimmermann M.H. The relation of transport to growth in dicotyledonous trees. - In: *The formation of wood in forest trees*. New York: Academic Press, 1964, 289-301.
- Zimmermann M. Translocation of nutrients. - In: *The physiology of plant growth and development* /Ed. M.B.Wilkins. London: McGraw-Hill, 1969, 381-417.
- Zimmermann M.H., Brown C.L. *Trees structure and function*. New York: Springer, 1980, xii+336 p.

DYNAMIC MODELLING OF TREE GROWTH

Kalevi Kull, Olevi Kull

Summary

The aim of this book is to give a contemporary review of tree growth modelling and represent our own results in this field.

The parts 1, 2 and 3 represent the review and analysis of existing models, beginning with simple growth formulas and then concentrating in contemporary dynamical (ecophysiological) models which contain many state variables and tens of parameters. The analysis of these models is given by the main components of growth process.

Part 4 deals with the most important problem of causal tree growth analysis - the reason of growth cessation (self-inhibition) of too big tree. The arguments are given, showing the inadequacy of explanations which are based on Pütter-Bertalanffy equation. In the fig. 4.5 the numerical scheme of carbon balance for whole tree is represented, based on the experimental results of Estonian investigators.

In part 5 the description of our model PUU-1 is given. It contains 9 state variables (see List of symbols), 6 driving variables (table 6.1) and 43 parameters (table 6.3). The model enables to analyze both seasonal and ontogenetic dynamics of evergreen tree growth. The summary of all equations of the model is represented in ch. 5.9.

Part 6 deals with identification of the model: getting initial values of state variables and values of parameters and driving variables. More than half of them are based on the measurements of Estonian investigators in *Picea abies*, others are taken from literature.

Part 7 gives the results of numerical experiments with our model - analysis of sensitivity of model variables and parameters, examples of growth dynamics, including numerical experiments with fertilization. Model fits satisfactorily with measured data. The comparison of calculated tree ring dynamics with dendrochronological data shows great perspectives in applying dynamical growth models of whole tree in dendrochronology, as well as in growth analysis and prediction, including situations and problems which arise in agroforestry.

The most important theoretical result of our modelling is connected with self-inhibition of growth in tree ontogeny. It is shown, that self-inhibition of growth is taking place even without any aging factor, only because of size effects, which are mostly connected with changes in tree water exchange and transport of assimilates (supplying of roots with assimilates becomes worse according to monotonous growth of cambium area). In the last chapter (7.6) the perspectives of tree growth modelling are discussed.

Figures

3.1. Schematic relations between photosynthesis, respiration and growth, used in previous models: A - classical; B - Moldau, Karolin, 1977; B - Thornley, 1976. P - photosynthesis; R - respiration; R_g - growth respiration; R_m - maintenance respiration; W - plant biomass; components of biomass are shown by indexes: S - pool of assimilates. D - degradative structural biomass, N - nondegradative structural biomass; G - growth velocity; a - growth respiration coefficient; b - maintenance respiration coefficient; c - respiration coefficient; k - growth velocity coefficient; γ_g - growth efficiency coefficient.

3.2. The principal conceptions of relations between photosynthesis, respiration and growth, connected with main types of maintenance respiration function. A - without assimilate pool, maintenance respiration is proportional to plant biomass, B - with assimilate pool, maintenance respiration is proportional to plant biomass; B - with assimilate pool, maintenance respiration is proportional to assimilate pool. C - mass of assimilate pool; other symbols as in Fig. 3.1.

4.1. Ontogenetic dynamics of mass relations of various organs of *Picea abies* by Палуцис, 1984. 1 - needles, 2 - roots, 3 - branches, 4 - trunk, 5 - sum of overground part. T - years.

4.2. Ontogenetic dynamics of maximum intensity of photosynthesis for *Quercus* (1, by Цельникер, 1983) and *Picea abies* (2, by Катрушенко, 1985).

4.3. R/P versus age for conifers by experimental data of various authors. Line shows calculated function (by Polymeric, 1984) if maintenance respiration is proportional to biomass.

4.4. Ontogenetic dynamics of litter per tree in spruce forest. 1 - needles, 2 - roots, 3 - branches.

4.5. Carbon balance of *Picea abies* tree, 80 yr. old.

5.1. Components of biomass and fluxes of matter as used in model PUU-1. Symbols as in List of symbols.

5.2. Relation between conductivity of needles to water vapor and shoot water potential in *Pseudotsuga menziesii*.

5.3. Schematic representation of block 'transport of assimilates' of the model.

5.4. Schematic representation of water exchange block of the model.

7.1. Ontogenetic dynamics of mass relations in two numerical experiments differing by the nitrogen concentration in soil (solid line - 15 mg.litre^{-1} , dotted line - 9 mg.l.^{-1}).

7.2. Dynamics of assimilate pools concentrations in the same numerical experiments.

7.3. Dynamics of leaf water potential in the same numerical experiments.

7.4. Dynamics of nitrogen pool concentration in the same numerical experiments.

7.5. Dynamics of tree height and diameter in the same numerical experiments.

7.6. Dynamics of biomass of leaves and fine roots in the same numerical experiments.

7.7. Dynamics of tree height in two numerical experiments, which differ in soil water potential (lines) and by the measured data of Vargas de Bedemaar for *Picea abies*, bonitet I and II (dots).

7.8. Mean ontogenetic dynamics of tree ring width by the numerical experiment (solid line) and by some measured data.

7.9.-7.12. Ontogenetic dynamics of some variables in two numerical experiments; first (solid line) - the same as the second in Fig. 7.1-7.6; second (dotted line) - with adding nitrogen fertilizes once in the 50th yr.

7.13. Index of radial growth (1) calculated with the model using meteorological data, and (2) by the dendrochronological scale of *Picea abies* in Estonia for the same period.

Tables

6.1. Driving variables of the model.

6.2. Values used for driving variables in numerical experiments (months from April to October).

6.3. Numerical values of parameters used in the model for *Picea abies*.

6.4. Three sets of initial values for state variables used in the numerical experiments.

7.1. Ontogenetic dynamics of some variables by a numerical experiment. First column - tree age (yr.). Only values of the end of July every year are given.

7.2. Seasonal dynamics (from April to October) of some variables in the same numerical experiment (in the 30th, 80th and 160th year).

7.3. Sensitivity coefficients of the parameters of the model for two ages - 30 ... 40 yr. (above) and 100 ... 110 yr. (below). Last row and last column - the mean of absolute values.

7.4. The analogous sensitivity coefficients for driving variables.

List of symbols used in the model PUU-1

t	decade (dec)	time
T	year	time (tree age)

state variables

W_L	kg	mass of leaves
W_S	kg	mass of trunk and branches
W_A	kg	mass of large roots
W_R	kg	mass of fine roots
C_L	kg	mass of carbon assimilates pool in leaves
C_S	kg	mass of carbon assimilates pool in trunk and branches
C_R	kg	mass of carbon assimilates pool in roots
N	kg	mass of nitrogen pool
H	m	tree height

driving variables

$T_a(t)$	$^{\circ}\text{C}$	air temperature
$I_s(t)$	$\text{J.m}^{-2}\text{dec}^{-1}$	sum of light radiation of decade
$t_p(t)$		part of light period of decade
$a(t)$	kg.m^{-3}	water vapor deficit of the air
$\Psi_o(t)$	bar	soil water potential
$N_o(t)$	kg.kg^{-1}	nitrogen concentration in the soil solution

computed variables

W	kg	mass of whole plant (tree)
V	kg.dec^{-1}	litter
V_L	kg.dec^{-1}	leaf litter

V_R	kg.dec^{-1}	root litter
P	kg.dec^{-1}	photosynthesis
E	kg.dec^{-1}	transpiration
Q	kg.dec^{-1}	nitrogen uptake
F	kg.dec^{-1}	phloem solution flux
F_L	kg.dec^{-1}	assimilate flow from leaves by phloem
F_R	kg.dec^{-1}	assimilate flow into roots by phloem
R	kg.dec^{-1}	respiration of whole plant (tree)
R_L	kg.dec^{-1}	respiration of leaves
R_S	kg.dec^{-1}	respiration of trunk and branches
R_A	kg.dec^{-1}	respiration of large roots
R_R	kg.dec^{-1}	respiration of fine roots
S	m^2	area of trunk
S_R	m^2	area of large roots
Y	m	average perimeter of trunk
q	m^2	transverse area of conducting xylem
Ψ_L	bar	leaf water potential
Ψ_S	bar	trunk water potential
Ψ_R	bar	root water potential

parameters

a_1	m.dec^{-1}	maximum conductivity of leaves to water vapor
a_2	$\text{m.dec}^{-1} \text{bar}^{-1}$	sensitivity of leaf conductivity to water potential
b_G	bar^{-1}	sensitivity of growth to water potential
b_P	bar^{-1}	sensitivity of photosynthesis to water potential
d	m	mean thickness of conducting wood
d_L	kg.kg^{-1}	relative content of nitrogen in structural biomass of leaves
d_S	kg.kg^{-1}	relative content of nitrogen in structural biomass of wood
d_R	kg.kg^{-1}	relative content of nitrogen in structural biomass of fine roots
e_L	$\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$	leaf area ratio

e_R	$m^2 kg^{-1}$	root area ratio
f_S	$bar.dec.m.kg^{-1}$	hydraulic resistance of wood
f_R	$bar.dec.m^2 kg^{-1}$	hydraulic resistance of unit area of fine roots
g	$kg.m^{-3}$	density of trunk structural biomass
k_L	$kg.kg^{-1}K^{-1}$	growth velocity coefficient for leaves
k_S	$kg.dec^{-1}m^{-2}K^{-1}$	growth velocity coefficient for trunk
k_A	$kg.dec^{-1}m^{-2}K^{-1}$	growth velocity coefficient for large roots
k_R	$dec^{-1}K^{-1}$	growth velocity coefficient for fine roots
k_H	$m.dec^{-1}K^{-1}$	growth velocity coefficient for tree height
k_F	$m^2.bar^{-1}dec^{-1}$	hydraulic conductance of phloem cells for phloem sap
k_I	$W.m^{-2}$	radiation density on the half of photosynthesis light curve saturation level
k_Q	m^{-2}	nitrogen nutrition intensity coefficient
k_e	-	light extinction coefficient
k_v	$kg.m^{-2}bar^{-1}dec^{-1}$	hydraulic conductance of phloem cell membrane for water
k_{FC}	bar	osmotic pressure of phloem sap of unit concentration
k_{FL}	$m^2 kg^{-1}$	specific phloem surface area in leaves
k_{FR}	$m^2 kg^{-1}$	specific phloem surface area in roots
k_{VR}	dec^{-1}	fine root decrease intensity coefficient
L	$m^2 m^{-2}$	leaf area index of forest canopy
n_k	$kg.kg^{-1}$	coefficient of self-inhibition of nitrogen nutrition
n_x	$kg.kg^{-1}$	half of saturated concentration of nitrogen pool
P_o	$kg.kg^{-1}dec^{-1}$	photosynthesis per unit leaf mass in optimal conditions
r_g	-	growth respiration coefficient
r_{mL}	$dec^{-1}K^{-1}$	maintenance respiration coefficient of leaves

r_{mS}	$\text{kg} \cdot \text{dec}^{-1} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{K}^{-1}$	maintenance respiration coefficient of unit trunk area
r_{mR}	$\text{dec}^{-1} \cdot \text{K}^{-1}$	maintenance respiration coefficient of fine roots
r_{tR}	$\text{kg} \cdot \text{kg}^{-1}$	nitrogen assimilation respiration coefficient
r_{tL}	$\text{kg} \cdot \text{kg}^{-1}$	phloem loading respiration coefficient
s	year	mean duration of living for leaves
T_{L1}	K	temperature sum needed for beginning of new shoots growth
T_{L2}	K	temperature sum needed for ending of new shoots growth
u	-	form coefficient of large roots
w_F	$\text{kg} \cdot \text{m}^{-2}$	amount of phloem sap per unit trunk area
w_S	$\text{kg} \cdot \text{m}^{-2}$	mass of living tissue per unit trunk area

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
ГЛАВА 1. РАЗВИТИЕ ТЕОРИИ И МОДЕЛИРОВАНИЯ РОСТА РАСТЕНИЙ	9
1.1. Эмпирические модели	10
1.2. Биологические уравнения роста	12
1.3. Динамические модели роста	21
ГЛАВА 2. ДИНАМИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ РОСТА ДЕРЕВЬЕВ	26
ГЛАВА 3. ОСНОВНЫЕ БЛОКИ СОВРЕМЕННЫХ МАТЕМАТИЧЕСКИХ МОДЕЛЕЙ РОСТА ДЕРЕВЬЕВ	33
3.1. Фотосинтез	34
3.2. Транспорт и распределение ассимилятов	40
3.3. Дыхание	47
3.4. Водный обмен	58
3.5. Обмен азота и минеральных элементов	64
ГЛАВА 4. ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ТОРМОЖЕНИЕ РОСТА ДЕРЕВА	67
4.1. Баланс органического вещества целого дерева	67
4.2. Проблема онтогенетического ограничения роста	74
ГЛАВА 5. ЭКОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ РОСТА ДЕРЕВА РУУ-1	81
5.1. Разделение биомассы. Общая структура модели	82
5.2. Фотосинтез	87
5.3. Транспорт ассимилятов	91
5.4. Водный обмен	97
5.5. Азотный обмен	103
5.6. Дыхание	105
5.7. Опад	109
5.8. Рост и динамика фондов	110
5.9. Обзор уравнений модели	115
ГЛАВА 6. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЗНАЧЕНИЙ ПАРАМЕТРОВ, ПОЛУЧЕНИЕ ВХОДНЫХ ДАННЫХ И МЕТОДЫ ВЫЧИСЛЕНИЙ	119
6.1. Определение значений входных переменных	120
6.2. Определение значений параметров	122
6.3. Определение начальных значений фазовых переменных	130
6.4. Методы вычислений и проверки модели	132
ГЛАВА 7. АНАЛИЗ МОДЕЛИ И РЕЗУЛЬТАТЫ ЧИСЛЕННЫХ ЭКСПЕРИМЕНТОВ	134
7.1. Динамика состояния дерева в ходе роста	134
7.2. Анализ чувствительности модели	147

7.3. Влияние факторов внешней среды на ростовые процессы дерева	156
7.4. Углеродный баланс дерева	165
7.5. Причины онтогенетического торможения роста дерева	167
7.6. Возможности дальнейшего усовершенствования экофизиологических моделей роста деревьев	172
ЛИТЕРАТУРА	175
Summary	220
Figures	222
Tables	225
List of symbols	226
Contents	230

Contents

Introduction	5
1. Development of theory and modelling of plant growth	9
1.1. Empirical models	10
1.2. Biological growth equations	12
1.3. Dynamical growth models	21
2. Dynamical models of tree growth	26
3. The main blocks of mathematical models of tree growth	33
3.1. Photosynthesis	34
3.2. Transport and distribution of assimilates	40
3.3. Respiration	47
3.4. Water relations	58
3.5. Nitrogen and mineral elements	64
4. Ontogenetic depression of tree growth	67
4.1. Carbon balance of whole tree	67
4.2. The problem of ontogenetic growth limitation	74
5. Ecophysiological model of tree growth PUU-1	81
5.1. Compartments of biomass. General structure of the model	82
5.2. Photosynthesis	87
5.3. Transport of assimilates	91
5.4. Water exchange	97

5.5. Nitrogen exchange	103
5.6. Respiration	105
5.7. Litter	109
5.8. Growth and dynamics of pools	110
5.9. Review of the equations of the model	115
6. Determination of parameter values and input data.	
Calculation methods	119
6.1. Determination of values for driving variables	120
6.2. Determination of parameter values	122
6.3. Determination of initial values for state variables	130
6.4. Methods of calculation and checking	132
7. Model analysis and results of numerical experiments	134
7.1. Dynamics of tree state in the growing process	134
7.2. Sensitivity analysis of the model	147
7.3. Effects of environmental factors on the processes of tree growth	156
7.4. The carbon balance of tree	165
7.5. Reasons for ontogenetic growth depression of tree	167
7.6. Ways of future development of ecophysiological tree growth models	172
References	175
Summary	220
List of figures	222
List of tables	225
List of symbols	226

Цена 2 руб. 20 коп.